

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

Ч. ШЕРРИНГТОН

ИНТЕГРАТИВНАЯ
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
НЕРВНОЙ
СИСТЕМЫ

А Б А Д

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ

ИМ. И. П. ПАВЛОВА



The
INTEGRATIVE
ACTION
of the
NERVOUS SYSTEM
by
Sir CHARLES SHERRINGTON

BASED ON THE SILLIMAN LECTURES
GIVEN AT YALE UNIVERSITY

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
LENINGRAD BRANCH
Leningrad 1969

Ч. ШЕРРИНГТОН

ИНТЕГРАТИВНАЯ
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
НЕРВНОЙ
СИСТЕМЫ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1969

Монография Ч. Шеррингтона, классика мировой физиологии, была опубликована в 1906 г. на английском языке. На русском языке, за исключением реферата этой книги, сделанного акад. А. А. Ухтомским, и перевода четырех последних глав в коллективном сборнике, книга полностью никогда не издавалась.

В своем труде Ч. Шеррингтон излагает открытые им законы деятельности центральной нервной системы: закон реципрокной иннервации, закон индукции, закон общего конечного пути и другие, а также общие принципы координации и интеграции деятельности головного и спинного мозга.

Однако изучение этих законов до сих пор было возможно по пересказам, в подлинном же изложении самого автора они были недоступны широкому кругу читателей.

Настоящее издание предназначается для биологов, медиков, физиологов, философов и для студентов и аспирантов соответствующих специальностей.

Перевод с английского

Н. Н. БЕНУА и О. П. УЧАСТКИНА

под редакцией

Э. Ш. АЙРАПЕТЬЯНЦА и А. С. БАТУЕВА

с вступительной и заключительной статьями

Э. Ш. АЙРАПЕТЬЯНЦА и А. С. БАТУЕВА

иологии,
ом языке,
. Ухтом-
борнике,

оны дея-
й иннер-
другие,
ельности

зможно
и были

ов, фи-
ующих



Charles S. Sherrington

BE

Система ф
grative Action
мание миров
обоснованные
вами и испыт
сическими.

Автор эти
Скотт Шерри
успел внести
смелый, эруд
размаха. Он
ского универ
ученую степ
лога (патоло
отправляется
во время всп
на трупах и
странах он о
хала и у Кам
бораториях пр
К. Фойта, Э.
гольца, Э. Дю
дине три года
физиологии Д
цинском учре
сора руковод
тута при Лор
левания сель
у собак, изме
яний пота и
С 1894 год
ниям в област
его обширны
следуют за от

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Великий труд Ч. С. Шеррингтона. Э. Ш. Айрапетьянц и А. С. Батуев	5
Предисловие к изданию 1947 г.	17
Л е к ц и я 1. Вступление. Координация в простом рефлексе	29
Л е к ц и я 2. Координация в простом рефлексе (продолжение)	58
Л е к ц и я 3. Координация в простом рефлексе (заключение)	87
Л е к ц и я 4. Взаимодействие между рефлексами	123
Л е к ц и я 5. Сложные рефлексy (симультанное объединение)	153
Л е к ц и я 6. Сложные рефлексy (последовательная комбинация)	180
Л е к ц и я 7. Рефлексy как приспособительные реакции	228
Л е к ц и я 8. Некоторые особенности реакций двигательной коры	258
Л е к ц и я 9. Физиологическое место и доминирующее положение головного мозга	291
Л е к ц и я 10. Слияние ощущений	333
Библиография	368
Развитие принципа «общего пути» Шеррингтона и интегративная дея- тельность головного мозга. Э. Ш. Айрапетьянц и А. С. Батуев	376
Литература	388

ВЕЛИКИЙ ТРУД Ч. С. ШЕРРИНГТОНА

(Предисловие)

Система физиологических знаний, изложенная в «The Integrative Action of the Nervous System», сразу же привлекла внимание мировой физиологии. Нервные механизмы координации, обоснованные бесспорными экспериментальными доказательствами и испытанные суровым критерием времени, признаны классическими.

Автор этих фундаментальных открытий в физиологии, Чарльз Скотт Шеррингтон, еще задолго до публикации своей монографии успел внести существенный вклад в науку и был известен как смелый, эрудированный, скрупулезный исследователь широкого размаха. Он окончил два медицинских факультета — Эдинбургского университета в 1881 г. и Кембриджского в 1884 г., получил ученую степень бакалавра, избрав специальность бактериолога (патолога-эпидемиолога). Вместе с группой ученых он отправляется в Испанию (1885), затем на юг Италии (1886), где во время вспышки эпидемии азиатской холеры в исследованиях на трупах ищет возбудителя этой страшной болезни. В этих же странах он осваивал нейрогистологию у Сантьяго Рамон-и-Кахала и у Камилло Гольджи. В последующие годы работал в лабораториях прославленных немецких ученых — Р. Коха, Н. Цунца, К. Фойта, Э. Пфлюгера, Ф. Гольца. Слушал лекции Г. Гельмгольца, Э. Дюбуа-Раймона, невролога В. Вальдейера. У себя на родине три года выполнял функции штатного ассистента на кафедре физиологии Дж. Ленгли в Кембридже, затем доцента в медицинском учреждении в Лондоне. В 1891 г. в должности профессора руководил научной деятельностью Ветеринарного института при Лондонском университете, где изучал причины заболевания сельскохозяйственных и домашних животных — чумы у собак, изменений крови при воспалениях, бактерицидных влияний пота и т. д.

С 1894 года Шеррингтон полностью переходит к исследованиям в области физиологии нервной системы. И здесь интересы его обширны и вместе с тем весьма продуктивны — открытия следуют за открытиями. Любопытно, что Э. Пфлюгер после зна-

комства в лабораторной обстановке с молодым Шеррингтоном пророчески заметил: «... und nun wir wollen eine Entdeckung machen».¹ Шеррингтон не заставил долго ждать подтверждения: в экспериментах вместе с Пфлюгером был открыт нерв, иннервирующий желчный пузырь. И далее, исследуя окончания чувствительных нервов в мышцах, он обнаружил факт важнейшего значения: от одной трети до половины нервных волокон, подходящих к мышце, суть сенсорные волокна. Нужно признать, что после гениальной догадки Чарльза Белла о мышечной чувствительности и «первом кольце» это первое экспериментальное обоснование «системы обратных связей». Он успел за короткий срок осуществить серию блестящих экспериментов и разработать положение о проприоцептивной системе. Имя Шеррингтона было связано с закономерностями спинальной реципрокной иннервации, с явлением децеребрационной ригидности, с картой локализации функции коры головного мозга антропоидов, с терминами: «синапс», «проприоцепторы», «экстероцепторы», «интероцепторы», «спинальная индукция».

Шеррингтон начал с изучения головного мозга, а затем доминантно сосредоточил внимание на исследовании спинальных рефлексов. Поводом к возбуждению интереса к головному мозгу послужили бесполушарные собаки Гольца, которых знаменитый немецкий физиолог демонстрировал в Лондоне на Международном медицинском конгрессе (1881 г.). Шеррингтон совместно с Ленгли проанализировал на этих собаках явление дегенерации после обширных мозговых операций (1882, 1883). Несколько лет спустя Шеррингтон совместно с младшим Герингом опубликовал работу, где описывались взаимоотношения центров моторной коры с центрами спинного мозга, регулирующими функции скелетной мускулатуры.

В этот период Шеррингтон написал монографии о реципрокной иннервации антагонистических мышц и о центральной нервной системе, последняя целиком была включена в учебник физиологии Майкла Фостера (1897). В учебнике Шарпей—Шефера (1900) главы о спинном и продолговатом мозге написаны Шеррингтоном.

Таким образом, ко времени выхода в свет в 1906 г. «The Integrative Action of the Nervous System» Шеррингтон занимал уже достойное место в ряду выдающихся физиологов мира. Он уже руководил кафедрой физиологии в Ливерпульском университете и еще с 1893 г. в возрасте 36 лет удостоился чести быть избранным в члены Британского Королевского общества (Академия наук). Однако именно эта книга принесла автору широкое мировое признание, хотя слава увенчалась Нобелевской пре-

¹ «... и вот тут мы и сможем сделать открытие» (нем.).

мней лишь спустя 26 лет — в 1932 г., когда маститый ученый находился у порога своего 75-летия.²

Книга Шеррингтона — это лекции, прочитанные им в 1904 г. по специальному приглашению для студентов Йельского университета (г. Нью-Хавен, США). Там же в другие годы выступали с лекциями знаменитые его соотечественники — физики Дж. Дж. Томсон, Э. Резерфорд и др. В минувшие годы лекции профессоров и у нас в некоторых вузах имели два назначения. Помимо изложения чисто учебной обязательной программы, штатные или специально приглашенные профессора выступали с серией факультативных лекций. Быть может, здесь, в студенческой аудитории, впервые публично в систематизированной форме преподносились итоги многолетних, целиком оригинальных собственных исследований и собственного взгляда — новой теории по избранному ученым предмету исканий. Дебюты подобного рода оказывались историческими для науки, памятниками провозглашенного научного открытия. Вспомним, что Побелевская премия за 1904 г. была присуждена И. П. Павлову за те открытия, которые были изложены в «Лекциях о работе главных пищеварительных желез», читанных в Институте экспериментальной медицины и студентам Петербургской медико-хирургической академии. II второй основной труд И. П. Павлова по условным рефлексам именуется «Лекции о работе больших полушарий головного мозга» (1927). Таков в историческом значении и специализированный цикл лекций Ч. С. Шеррингтона прочитанный вдали от Ливерпуля в незнакомой заокеанской аудитории студентов-медиков и молодых ученых. Когда провозглашается новая система знаний, то ее быстрое понимание — прерогатива великого ума, но широкое овладение разворачивается на этапах будущего.

По свидетельству биографов Шеррингтона, его лекции по стилю и манере изложения, по стройности доказательств, по вдохновению автора произвели сильное впечатление на слушателей, и они восторженно оказывали физиологу разного рода почести. Конечно, важно и то, что благодаря «йельскому чтению» совершилась, говоря термином Шеррингтона, интеграция творчества и ускорился выход в свет необыкновенного произведения о рефлексах спинного мозга.

Книга Шеррингтона быстро и достойно была воспринята русской физиологией, уже давшей о себе знать классическими исследованиями первой системы, представленными в трудах И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, В. М. Бехтерева и их научных школ. Сущность «шеррингтоновских закономерностей» стала

² Высокая награда была разделена с 43-летним исследователем электрофизиологии нервной системы Э. Д. Эдрианом (ныне здравствующим, полным жизненных и творческих сил, ставшим знаменитым, всемирно уважаемым и, можно сказать, не объявлено именуемым «старейшиной физиологов мира»).

предметом глубокого интереса и широкой учебной и научной пропаганды.

Можно понять огорчение Н. Е. Введенского, впервые описавшего (1896) сопряженные возбуждающе-тормозящие влияния на мышцы-антагонисты при раздражении нервных центров, но не нашедшего на это открытие ссылки у Шеррингтона. «В совершенном согласии со сделанным мною общим выводом говорят и новые опыты, которые произвели совместно Sherrington и Н. Hering (1897)», — писал Н. Е. Введенский в 1899 г. в одном из дополнений к русскому переводу книги Фредерика и Ньюэля «Основы физиологии человека» (т. II). Введенский больше не возвращался к экспериментам этого рода и, естественно, отдавал должное Шеррингтону в оригинальной и продуктивной разработке всей этой проблемы в целом.

Его ученик А. А. Ухтомский — первый, кто основательно проштудировал английский текст необычной по изложению и необычайно сложной по содержанию капитальной монографии Шеррингтона и уже в 1910 г. опубликовал обстоятельный реферат начальных ее глав. Это не текстуальный перевод или хрестоматия из цитат, а сильно сокращенное, но поразительно точное отображение структуры и сути монографии с сохранением манеры, стиля, терминологии формул Шеррингтона (Ухтомский, собр. соч., т. VI, стр. 13—40). К сожалению, дальнейшее печатание остальных глав не состоялось. Но зато в следующем году А. А. Ухтомский в своей магистерской диссертации «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний» (1911) детально анализирует основные законы, сформулированные Шеррингтоном при изучении спинного мозга, и определяет меру их приложения ко всей центральной нервной системе. В статье «Доминанта и интегральный образ» (1924) А. А. Ухтомский — научный наследник Н. Е. Введенского и соорганизатор его научной школы — нашел возможным сказать: «Моя физиологическая мысль в значительной степени воспитана Шеррингтоном» (собр. соч., т. I), хотя надо заметить, что А. А. Ухтомский не был лично знаком с Шеррингтоном и по досадному недоразумению знакомство с Шеррингтоном не состоялось в 1912 г., когда Шеррингтон, будучи в Петербурге, специально прибыл в Университет ради встречи с А. А. Ухтомским. В этой же статье Алексей Алексеевич писал: «... в своей преподавательской деятельности я издавна горячо пропагандирую эту книгу Шеррингтона, и в частности блестящую, до сих пор мало оцененную IX главу». Речь идет о лекции «Физиологическая роль головного мозга и его доминирующее положение». Вместе с тем известно, что А. А. Ухтомский еще в 1911 г. описал в своей трактовке принцип нормальной кортикальной деятельности, который «опирается на непрерывную интрацентральную динамику возбуждений в кортикальных, субкортикальных, медуллярных и спинных цент-

рах. опре...
ниями всех...
ограничивать...
вазии анагом...
реципрокные о...
общенные меж...
ленное состоян...
В 1916 г. Н.
Н. Е. Введенс...
лог, осуществи...
вание, относя...
ной координац...
гинально тра...
механизмы лок...
проблемы, выдв...

Особо приме...
монографии Ше...
движения, а зат...
иностранные чл...

«Главный на...
обнимает перио...
численных стат...
ролевского общ...
Этот труд посв...
до скелетной м...
явлений в работ...
циональную е...
является краев...
организма вооб...

Шеррингтон...
мощи которых...
и точно. Им п...
отчетливее вы...
раздражаемые п...
эффекта рефлекс...
скульного рефл...
Шеррингтона я...
ствующими яв...
целостной нерв...
лены так назыв...
изведенья ритми...
лексов и взаим...
лидно обоснова...
рефлекса и це...
части — рецепто...

рах, определяющуюся изменчивыми функциональными состояниями всех этих аппаратов». Отсюда «нет никакого основания ограничивать сферу „реципрокной иннервации“ областью иннервации анатомических, механических антагонистов. В такие же реципрокные отношения могут становиться и другие очень разобщенные между собой центры, когда они регулируют определенное состояние какого-нибудь органа».³

В 1916 г. И. С. Беритов, также один из выдающихся учеников И. Е. Введенского, академик, ныне всемирно известный физиолог, осуществил фундаментальное экспериментальное исследование, относящееся к «учению об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры», в котором оригинально трактуются структура реципрокной иннервации, механизмы локомоторного акта, природа торможения и другие проблемы, выдвинутые Шеррингтоном.

Особо примечательна оценка, данная И. И. Павловым (1915 г.) монографии Шеррингтона, которая служила основанием для выдвижения, а затем и избрания английского физиолога в почетные иностранные члены-корреспонденты Российской Академии наук:

«Главный научный труд проф. Чарльза Скотта Шеррингтона обнимает период времени около 15—20 лет и выразился в многочисленных статьях, напечатанных в изданиях Лондонского Королевского общества и в английских физиологических журналах. Этот труд посвящен анализу механизма рефлексов, относящихся до скелетной мускулатуры. Рефлекс, будучи одним из основных явлений в работе сложного организма, представляет собой функциональную единицу нервной деятельности, и познание его является краеугольным камнем в учении о нервной регуляции организма вообще.

Шеррингтон выработал прежде всего ряд методов, при помощи которых рефлексy могут быть изучаемы наиболее полно и точно. Им показаны те живые препараты, на которых всего отчетливее выступают основные черты рефлексов, и введены те раздражаемые пункты и те объемы для наблюдения окончательного эффекта рефлексов, при которых состав и течение скелетно-мускульного рефлексa раскрываются во всей полноте. В опытах Шеррингтона явления торможения оказались непрестанно сопутствующими явлениям раздражения, равноправной половиной целостной нервной деятельности. Его опытами прочно установлены так называемые спинные индукции, искусственно воспроизведены ритмические рефлексy и уяснены связь сложных рефлексов и взаимодействие различных рефлексов. Шеррингтон солидно обосновал очень полезное понятие о конечном общем пути рефлексa и целесообразное деление рефлекторной цепи на три части — рецептор, кондуктор и эффектор.

³ А. А. Ухтомский. Доминанта. Изд. «Наука», 1966, стр. 5—6.

В итоге Шеррингтон систематизировал и, придав полную ясность и определенность старому материалу, чрезвычайно обогатил учение о рефлексе новыми фактами и вместе открыл широкие пути для дальнейшего изучения предмета, что и сказалось быстро в самостоятельных работах его учеников. Для примера можно указать на выдающиеся исследования Магнуса о лабиринтных и шейных рефлексах.⁴

Нет необходимости вслед за отзывом И. П. Павлова что-либо добавлять в оценке книги Ч. С. Шеррингтона. Однако уместно привести здесь слова из некролога, написанного Э. Эдрианом: «Даже если бы он не сделал ничего больше, он все равно остался бы лидером неврологической мысли» (*Journ. of Physiology*, v. 118, p. 145, 1952).

Заметим, что при активном содействии Шеррингтона и при его редактировании Г. В. Апрепом был осуществлен перевод на английский язык книги И. П. Павлова «Лекции о работе больших полушарий головного мозга».

В советское время во всех учебниках физиологии основательно излагается учение Шеррингтона, но особое место оно занимает в «Очерке физиологии нервной системы» А. А. Ухтомского, в «Лекциях по физиологии нервной системы» Л. А. Орбели, в учебнике «Общая физиология нервной системы» (т. II) И. С. Беритова.

В 1935 г. была переведена на русский язык книга «Рефлекторная деятельность спинного мозга» (Биомедгиз, 1955) (авторы Р. Крид, Д. Денни-Броун, И. Икклз, Е. Лиддел и Ч. Шеррингтон). Сюда вошли также три главы (VII, VIII, IX) монографии Шеррингтона. Перевод осуществлен А. А. Линдбергом под ред. Л. А. Орбели с кратким предисловием И. П. Павлова: «Данная книга, конечно, не нуждается в какой-либо рекомендации. Главный ее автор, выдающийся английский физиолог Шеррингтон, всю свою жизнь посвятил почти исключительно изучению рефлекторной деятельности спинного мозга, выяснив ее механику с ее законами. В последние годы им вместе с его сотрудниками (они же — соавторы книги) доведены некоторые пункты физиологии спинного мозга до высшей точности; он дает в настоящем изложении обобщающий как бы законченный обзор этой физиологии». Отметим весьма поучительный пример высокой объективности И. П. Павлова в оценке разных аспектов деятельности Шеррингтона. Только что приведенный текст предисловия И. П. Павлова датирован 6 февраля 1935 г., но именно в это же утро 6 февраля 1935 г. проходила очередная «среда», где Иван Петрович перед самым закрытием заседания около 12 часов дня высказал, не скупясь на выражения, резкое методологическое критическое замечание в адрес Шеррингтона о «его сомнении в том, что

⁴ Архив АН СССР, оп. 1а, № 162, 2-е приложение к Протоколу № 15 от 18 ноября 1915 г. (ст. ст.).

ум имеет
ские сред
стр. 73).
день, до

В сви
с интерес
нале СССР
рюков. А
теорию, п
благодар
в его мо
но все ж
учеником
Action of
с «Exerci
Вильяма
благодар
подобная
ведений.
воя — от
Галилей
естествоз
вой, так

При в
гтона за
тия одно
можно, н
тем и отл
привлече
Ч. С. Ш
физиолог
Шерри
долгожит
творили,
И. П. Па
дународн
пламенно
жил 81
78, но М
свидетель
Чарль
скончался
начал за

⁵ Руко
Научное о

ум имеет какое-нибудь отношение к нервной системе». («Павловские среды», т. III, Среда 6 февраля 1935, Изд. АН СССР, 1954, стр. 73). Следовательно, предисловие было написано в тот же день, до или после утреннего заседания.

В связи со 100-летием со дня рождения Ч. С. Шеррингтона с интересной, содержательной статьей в «Физиологическом журнале СССР» (XLIV, № 1, 1958, стр. 77–82) выступил Д. А. Бирюков. Автор, анализируя в историческом аспекте рефлекторную теорию, высоко оценил роль английского физиолога в ее развитии благодаря тем открытиям и той трактовке, которые содержатся в его монографии. Д. А. Бирюков в несколько смягченном виде, но все же соглашается с Д. Ф. Фултоном (1952) — знаменитым учеником Шеррингтона, который считает, что «The Integrative Action of the Nervous System» по своему значению стоит наравне с «Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus» Вильяма Гарвея. Вряд ли даже в высоком тоне восхищения благодарного ученика перед памятью великого учителя правомерна подобная эквивалентность оценки двух указанных произведений. Уместно вспомнить фразу И. П. Павлова о роли Гарвея — отца мировой физиологии: «... в 17 столетии одновременно Галилей и Гарвей кладут дальнейшие основы современному естествознанию, захватывая научным анализом явления как мертвой, так и живой природы. От Гарвея начинается физиология».⁵

При всем преклонении перед силой творческого ума Шеррингтона законы, открытые им, служат мощным фундаментом развития одной из областей физиологии — нервной системы. Впрочем, можно, конечно, сказать, что оценка истинных корифеев науки тем и отличается от всех иных, что любое преувеличение оправдано привлечением внимания к их выдающейся исторической роли. Ч. С. Шеррингтон по признанию времени стоит в яркой плеяде физиологов XX века.

Шеррингтон прожил почти 95 лет — рекордный срок долгожителя-естествоиспытателя. Многие классики физиологии творили, покоряя своей могучей доминантой лимит возраста. И. П. Павлов в канун своего 85-летия поражал делегатов XV Международного конгресса (1935) энергией вездесущего президента, пламенностью речи и огромнейшим запалом ума. Э. Пфлюгер жил 81 год, В. Гарвей и К. Людвиг по 79 лет, Дюбуа-Раймон 78, но Мафусаилом среди них оказался Ч. Шеррингтон, живой свидетель вековой истории физиологии.

Чарльз С. Шеррингтон родился 27 ноября 1857 г. в Лондоне, скончался 4 марта 1952 г. в Истборне. Собственно физиологией начал заниматься лишь с 28-летнего возраста, а на 78-м году

⁵ Рукописные материалы И. П. Павлова в Архиве Академии наук СССР. Научное описание. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, стр. 136.

жизни в связи с тяжелой формой хронического артрита вынужден был прекратить экспериментальную и педагогическую деятельность. 50 лет непрерывного лабораторного труда, поисков знаний через физиологический эксперимент и вместе с этим генерирование нового поколения ученых — это радостный для ученого итог. Он создал большую научную школу, блестящую по составу, всемирно известными именами: Р. Магнус, Г. Вудеворт, Д. Денни-Броун, Т. Грем-Броун, Дж. Т. Лиделл, И. Экклз, Х. Сайтон, И. Ингрем, Г. Геринг, А. Грюнбаум (Тейтон), Г. Кушинг, Д. Фултон, У. Пенфилд, А. Фортс, Р. Гранит.

Шеррингтон сменил много лабораторий и много городов — Лондон, Кембридж, Ливерпуль и, наконец, Оксфорд, где он обосновался с 1913 г., превратив свою последнюю лабораторию в один из мировых центров исследований центральной нервной системы. Привлекает внимание разносторонность научных интересов Шеррингтона, стремление коснуться многих проблем. В соавторстве с его учениками или коллегами из других лабораторий Шеррингтон публикует множество работ. Так с С. Сайтоном изучается действие хлорформа на сердце (4 статьи), с Х. Кэпманом — обмен веществ при раке (3 статьи), с Мак-Доуголлом — утомление при физической и умственной работе (3 статьи), с нейрохирургом Г. Кушингом — локализация функций коры мозга антропоидов, с А. Лейтоном — мнотические рефлекс и функции моторной зоны, действие противостолбнячной сыворотки на обезьян, с Бейлисом и Старлингом — травматический шок. В 1914 г. по заданию военного министерства Шеррингтон детально исследовал причины утомления на военных заводах — для этой задачи он 3 месяца жил в режиме рабочих — физически трудился по 12 часов в день, спал в бараке. В этот же период (1916) выходят в свет его «Практические занятия по физиологии млекопитающих». Постоянные переключения творческих установок характеризуют настоящую потребность особого высокоподвижного ума Шеррингтона. Однако в это время он целиком посвящает себя новому делу, до конца серьезно, обстоятельно. Заметим, что и заблуждался он основательно.

Шеррингтон исполнял также разнообразные административные обязанности — будучи председателем Издательского бюро Британского общества физиологов и, увлекшись библиографическим делом, создал при участии Д. Д. Пристли свою систему: «международный десятичный каталог», для чего побывал во многих европейских странах. В течение более двух десятков лет он с большим вдохновением и с исключительным усердием занимался редакторской деятельностью в «Journal of Physiology», о чем свидетельствует его имя на обложке 23 томов этого журнала. Наконец, при всем этом поражает и то обстоятельство, что с 1920 г. Шеррингтон в течение 5 лет был президентом Академии наук (Британского Королевского общества), сменив в этой роли фи-

зика Дж. Д.
зерфорду.
Оставив в
спитета, Шерри
дейтельно в
этом в самых
ческом, умо
того, как он
не имел того
сфорда в Исто
совмещалось
опубликовал
Э. Эдриан, Р
но так, что он
По их убежде
вистических д
Остается зага
ской продукт
его натуры, ч
являть собой
Он написал кн
математике XV
ческой деятел
более того, ст
Европы.
Что же ка
в этот период,
биографически
парадоксально
зиологии голо
народном конг
тому физиолог
звало овацию.
человека, так
vous System»,
признание. Де
следования о
о новой анатом
о работе глав
опыта объекти
«Возбуждения,
подлинные зак
философами ф
поздние экску
рассуждения,
тицизму «ignot
системы». В ос

зика Дж. Дж. Томсона и передав эти обязанности физику Э. Резерфорду.

Оставив в 1935 г. кафедру физиологии Оксфордского университета, Шеррингтон не ушел на покой, а переключился столь же деятельно в другую сферу исканий — литературную — и при этом в самых разнообразных аспектах: редакционном, переводческом, умозрительном (философском), поэтическом. Еще до того, как он вышел за рубеж экспериментальной физиологии и не имел того досуга, который он приобрел, переселившись из Оксфорда в Истборн, поэтическое творчество удивительным образом совмещалось с напряженным трудом физиолога. В 1925 г. он опубликовал малым тиражом небольшие поэмы, как пишут Э. Эдриан, Р. Гранит, У. Пенфильд, «в давно забытом стиле, но так, что они оказались доступными для современного читателя». По их убеждению, эти поэмы могут стать материалом для лингвистических диссертаций (*Nature, London, v. 169, p. 688, 1952*). Остается загадкой, откуда он брал время при той исследовательской продуктивности, которая была неотъемлемым свойством его натуры, чтобы, по свидетельству его друзей и сотрудников, являть собой знатока античной и классической литературы. Он написал книгу «Порыв Жака Фернея» — о враче, физиологе, математике XVI в. В период активной врачебной и физиологической деятельности он находил возможность ознакомиться и, более того, стать большим знатоком всех картинных галерей Европы.

Что же касается философских произведений Шеррингтона в этот период, то они несомненно представляют в лучшем случае биографический интерес и заставляют искать причины такого парадоксального отхода трубадура рефлексорной теории от физиологии головного мозга. Когда в 1931 г. в Бёрне на I Международном конгрессе неврологов Леон Ашер обратился к маститому физиологу как к «философу нервной системы», то это вызвало овацию. Тот, кто увидел и познал природу животных и человека, так как она дана в «*The Integrative Action of the Nervous System*», вполне заслужил это оригинальное и высокое признание. Действительно, ведь и авторы «Анатомического исследования о движении сердца и крови у животных», «Мысли о новой анатомии мозга», «Рефлексов головного мозга», «Лекций о работе главных пищеварительных желез», «Двадцатилетнего опыта объективного изучения нервной деятельности животных», «Возбуждения, торможения и наркоза» и многие другие, открывшие подлинные законы деятельности организма, оказались истинными философами физиологии. Вызывает сожаление и досаду, что поздние экскурсии Шеррингтона в область теории познания, его рассуждения, возвращающие современную физиологию к скептицизму «*ignoramus et ignoramus*», идут от «философа нервной системы». В особенности это относится к его лекции в Кембридж-

ском университете 5 декабря 1933 г., а также к 12 лекциям под названием «Мозг и его механизм», выпущенным в 1934 г. Оксфордским университетом и Эдинбургским в 1937 г., изданным в 1940 г. под заманчивым названием «Человек и его природа». Весьма характерно, что даже Фултон, — преданный и благодарный ученик Шеррингтона, не смог умолчать о следующих фразах учителя: «Мы еще недалеко ушли в объяснении умственных процессов физиологическими понятиями от позиции Аристотеля, жившего более 2000 лет тому назад . . . какое право мы имеем увязывать опыт разума с физиологическим?». Шеррингтон сам себе отвечает: «Никакого научного права. . .». И Фултон в некрологе, посвященном Шеррингтону, писал: «Но есть много ученых, которые готовы оспаривать эти консервативные положения, ибо для большинства тех, кто прочитал и понял содержание многих работ самого Шеррингтона, становится вполне очевидным, что он сам наметил путь, который ультимативно ведет нас к здоровому истолкованию деятельности мозга как органа мышления» (Journ. of Neurophysiology, v. 15, pp. 167—190, 1952).

Последнюю лекцию в своей жизни «Гете о природе и науке» Шеррингтон прочитал в Оксфорде в марте 1942 г. Лекция выпущена в небольшой брошюре. Знатоки Вольфганга Гете сожалеют, что оригинальные труды и блестящие идеи великого немецкого мыслителя не были поняты Шеррингтоном. Так, в финале жизни великого физиолога явился как бы некий его однофамилец с философским заблуждением в понимании и человека и его природы. За свою долгую жизнь Шеррингтон опубликовал 321 работу, из них 181 экспериментального характера. В 1952 г., в год кончины Шеррингтона, в разных странах было опубликовано 30 некрологов и среди них глубоко содержательные Э. Эдриана, Д. Фултона, У. Пенфилда, Р. Гранита, С. Рамон-и-Кахала, Е. Лиделла, Пауля Гоффмана. Помимо научной характеристики, в них содержатся и впечатления о личности Шеррингтона, его человеческих свойствах.

Шеррингтон оставил о себе добрую и сердечную память среди многочисленных его учеников, слушателей его лекций, зарубежных ученых, посетивших его лаборатории, и тех, кто когда-либо с ним встречался. О нем писали как о человеке большого душевного благородства, с врожденной скромностью, застенчивостью, с постоянной обаятельной улыбкой. Его уступчивость и доброта выражалась также и в том, что он не мог отказываться от выполнения различных просьб, общественных и административных поручений. Он был почетным членом множества зарубежных научных обществ и национальных академий наук, награжден многими орденами. Однако академик, профессор, сэр Шеррингтон ни в чем не проявлял своего превосходства перед профессорами, не имеющими подобных регалий, а тем более перед младшими коллегами, сотрудниками; и, разумеется, не пользовался своим высоким поло-

жением в ка
Он избегал во
Шеррингто
провинциальн
а также мног
симпатичную
рингтона. Он
Летом 191
в Россию ка
чественной
Посетил лабо
Его пророчес
ные рефлекс
Здесь не мест
условных реф
за рубежом,
слова Ивана
6 февраля 19
успех именно
в преподаван
И. П. Павло
Книга Шер
ском издатель
вторым издан
физиологов в
конгресса III
Собрание сочи
том избранны
Нечего гов
представляют
в мировом фо
мы нашли в Ж
зом, острая
очевидна.
При осущ
издания моно
текста за ос
Мы неуклонн
ложении все
и сложную ст
формально п
А. А. Ухтом
общего стиля
перевода рас
А. А. Линдбе
стиля книги.
воду первых

жением в качестве аргумента в научных спорах, дискуссиях. Он избегал всяких юбилейных церемоний, чествований.

Шеррингтон рано лишился отца и воспитывался у отчима — провинциального врача, имел небольшую семью — жену и сына, а также много братьев. Его жену — Этель, преданную супругу, симпатичную женщину, с нежностью вспоминали ученики Шеррингтона. Она скончалась раньше мужа.

Летом 1912 г. Шеррингтон (с женой, сыном и братом) приехал в Россию как турист в связи с ознаменованием 100-летия Отечественной войны. Он был в Петербурге, Москве, Бородине. Посетил лабораторию И. П. Павлова, присутствовал на опытах. Его пророчество в беседе с Иваном Петровичем о том, что условные рефлексы не будут иметь успеха в Англии, не оправдалось. Здесь не место говорить о мировом признании теории и метода условных рефлексов и даже более интенсивной их разработке за рубежом, чем за последние годы у нас. Но важно напомнить слова Ивана Петровича, сказанные в упомянутой нами «Среде 6 февраля 1935 г.», что «условные рефлексы имели особенный успех именно в Англии. Именно там условные рефлексы введены в преподавание в средней школе». Таково было впечатление И. П. Павлова.

Книга Шеррингтона у себя на родине вышла в англо-американском издательстве Макмилана впервые в 1906 г. Затем в 1911 г. вторым изданием, и наконец на XVII Международном конгрессе физиологов в Лондоне в 1947 г. она была преподнесена делегатам конгресса III изданием, выпущенным в честь 90-летия автора. Собрание сочинений Шеррингтона не издавалось, однако вышел том избранных произведений (1932).

Нечего говорить, что первые два издания его главного труда представляют уникальную библиографическую редкость даже в мировом фонде; III издание, выпущенное 20 лет тому назад, мы нашли в Ленинграде в единственном экземпляре. Таким образом, острая потребность в русском издании была совершенно очевидна.

При осуществлении предпринятого нами первого русского издания монографии Шеррингтона с полным переводом всего текста за основу были взяты I и стереотипное III издания. Мы неуклонно и настойчиво старались сохранить в русском изложении все шеррингтоновское — не только общий стиль, но и сложную специфическую лексику, избегая в то же время строго формально подстрочного перевода. Консультация по реферату А. А. Ухтомского была весьма полезна только в отношении общего стиля и терминологии — в остальном задачи реферата и перевода расходились. Совершенно не пользовались переводом А. А. Линдберга, хотя бы уже потому, чтобы не нарушать единого стиля книги. Одно из главных затруднений относилось к переводу первых двух слов, точнее первого слова заглавия книги

«The Integrative Action...», ибо одни русские авторы переводят «интегративная деятельность», другие и до сих пор предпочитают «интегрирующая деятельность». Конечно, каждый автор в собственных статьях может употреблять перевод английского слова так, как он считает нужным, но в заглавии всей книги «вкусы» редакторов и переводчиков должны быть строго обусловлены точностью замысла Шеррингтона. А. А. Ухтомский озаглавил свой превосходный автореферат (1910) «Интегрирующая...», однако в своих поздних устных лекциях, беседах и в «Очерке физиологии нервной системы», подписанных им к печати 5 марта 1941 г., неизменно, употреблял «интегративная». Так же поступали Л. А. Орбели и Н. С. Беритов. В переведенной на русский язык книге Шеррингтона с соавторами «Рефлекторная деятельность спинного мозга» под ред. Л. А. Орбели употребляется первый вариант. Да и, надо сказать, само собой в русскую физиологическую терминологию вошел термин «интегративность». Мы сохранили в переводе заглавия книги этот вариант. Предметный указатель I издания (1906), стереотипно повторенный в III издании (1947), к тому же не достоверно принадлежавший Шеррингтону, мы сочли возможным опустить.

Перевод всех глав, за исключением X, осуществил Н. Н. Бенау, перевод X главы, а также уточнение перевода в целом принадлежит О. П. Участкину.

Приносим товарищескую благодарность доктору биологических наук Василию Лаврентьевичу Меркулову, хорошо знакомому с трудами Шеррингтона, который тщательно прочитал готовый для сдачи в издательство экземпляр рукописи перевода и рекомендовал целый ряд полезных исправлений.

Напомним, что в русском издании книги Р. Магнуса «Установка тела» (1962), в предисловии от редакции была выражена надежда, что «вслед за монографией Р. Магнуса будут изданы на русском языке и другие классические произведения корифеев мировой физиологии, в том числе и Ч. С. Шеррингтона». Мы рады, что, хотя и с 6-летним промежутком, нам удалось выполнить свое обещание, и великое творение английского физиолога «Интегративная деятельность нервной системы» будет достоянием широких кругов советских физиологов, биологов, клиницистов, психологов, философов. Теперь представится возможность изучать определенную систему законов центральной нервной системы по первоисточнику, так, как их изложил Ч. С. Шеррингтон. На очереди забота о переводе на русский язык классических трудов других учителей мировой физиологии.

1969 г.

Э. Айрапетьянц, А. Батуев

Позвольте
обществу, его
Самсону Рай
далеко уже
бам написат
текст ее при
издании кни
торых неясн
ляющих пер

Характер
рующей хотя
ления. Если
купность, о
частей, то
лично иллю
опухоль вне
рушающим
к самой опу
адекватное о
его специфич
организма. С
что нерв не
обнаружены
практически
почти во все
своей работ
движения и
поведение ж
С одной стор
висцеральна
Этим пост
внешние

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ 1947 г.

Позвольте мне принести здесь благодарность Физиологическому обществу, его Исполнительному и всем его членам, и среди них проф. Самсону Райту, за высказанную щедрую похвалу по адресу моей далеко уже не новой книги. Я с удовольствием уступаю их просьбам написать предисловие к ней. По различным соображениям, текст ее приводится в том самом виде, в каком он был в первом издании книги. Это дает возможность остановиться здесь на некоторых неясностях, которые возникли в течение ряда лет, разделяющих первое и последнее издание.

I

Характеристика функции нерва как деятельности интегрирующей хотя и верна, но едва ли достаточна в качестве определения. Если живой организм представлять себе как некую совокупность, обусловленную проявлением всех составляющих ее частей, то любая часть организма — интегрирующая. Это отлично иллюстрируется примером раковой болезни, когда рост опухоли вне общего плана развития организма оказывается разрушающим как по отношению к организму, так и по отношению к самой опухоли. Таким образом, наши попытки найти наиболее адекватное определение для нерва упираются в вопрос — какова его специфическая роль в интегративной деятельности целостного организма. Одним из ориентирующих обстоятельств служит то, что нерв не является элементом растительного мира. Нервы не обнаружены также и у одноклеточных животных, хотя имеются практически во всех многоклеточных организмах. У них также почти во всех без исключения случаях имеется орган механической работы — мышца, с помощью которой осуществляются движения и установки тела, или, другими словами, моторное поведение животного. Это поведение может быть двоякого рода. С одной стороны, это пищеварительная, экскреторная, короче — висцеральная моторика; с другой — все, что таковой не является. Этим последним видом моторики обеспечиваются, так сказать, внешние связи организма. Здесь двигательная активность дости-

гает максимальной быстроты и точности, а нерв — наиболее высокой степени развития.

В этой книге речь идет преимущественно о том типе моторного поведения, которое называют рефлексом. Может сложиться впечатление, что в рефлекторной моторике мы усматриваем наиболее важный и, с точки зрения развития, наиболее существенный тип «нервной» моторики. В действительности это не так. Однако рефлекторный акт имеет для физиологического описания известные преимущества. Его можно изучать вне влияний психики. Кроме того, изучение рефлекторных движений не зависит от того вида «нервной» активности, которая носит название самопроизвольной (или спонтанной) и приводит к возникновению самостоятельных ритмических движений, как например дыхание и т. п. Однако чисто рефлекторный акт, сравнительно с обширной областью общего поведения животного, сам по себе нельзя рассматривать как явление, вполне соответствующее субстрату поведения, как соответствуют ему инстинкты, возбуждаемые «влечениями» и «стремлениями». Механизм этих последних изучен еще едва ли достаточно для его лабораторного исследования. Чистый, неспический рефлекс играет более скромную роль. Поведение, изучаемое в замкнутой группе позвоночных животных, представляется все менее и менее рефлекторным, по мере того как живой индивидуум становится все более сложным. «Спинальный» человек в большей степени калека, чем «спинальная» лягушка.

2

Рефлекс в самых общих чертах можно характеризовать как реакцию организма на воздействие внешнего мира, в котором он существует. Как организм, так и внешний мир — явления одной категории. Оба они укладываются в один физический термин «энергия». Это две системы, которые, согласно Декарту, взаимодействуют друг с другом. Животный организм тесно пригнан к кругообороту природы. Кошка, собака, лошадь и т. д., по Декарту, не имеют мыслей или идей: они являются лишь марионетками, которых явления окружающего мира заставляют совершать то, что они совершают. Это был взгляд менее странный, чем он может показаться, будучи выражен в подобной сжатой форме. Однако он дает нам повод думать, что в распоряжении у Декарта никогда не было какого-либо домашнего животного. Современный же эксперимент дает экспериментатору возможность иметь своего рода животное-марионетку, которое в значительной мере подтверждает предположения Декарта. У более высоко организованных позвоночных животных строение центрального нервного органа позволяет с помощью несложной операции «упростить» животное до соответствия его условиям Декарта. Разросшийся центральный нервный орган, расположенный внутри черепа,

может быть под наркозом удален, а когда действие наркоза прекратилось, мы получаем декартовскую марионетку: она способна совершать определенные действия, но она лишена сознания (mind). Утверждение, будто она лишена сознания, может показаться догматическим. Последнее, однако, подтверждается убедительными экспериментами. Мысли, чувства, восприятия, способность к произвольному движению и т. п. — все это более не проявляется и не поддается выявлению. Животное не погибает, однако продолжает существовать лишь как двигательный механизм, который определенными способами возможно привести в движение и затормозить, приостановив отдельные проявления его двигательной активности.

Схематическое изображение пространственного расположения нервов иллюстрирует, как это происходит. Из точек внутри и на поверхностях животного организма нервные волокна направляются к мышцам, но на своем пути туда они оказываются вовлеченными в центральный орган, где происходит их переключение. Центральный орган становится своего рода щитом переключения, где отдельные мышцы могут быть или включены или выключены. Начальный пункт нервного пути (thread) не в одинаковой степени ответствен за различный характер местных реакций. Каждый начальный пункт вооружен специальным устройством — рецептором, который реагирует лишь на воздействующий фактор определенной природы, например один — на свет, но не на тепло, другой — на тепло, но не на свет. Реакция самого нервного волокна во всех нервных проводниках заключается в генерировании повторных серий кратковременных и незначительных по величине электрических колебаний, распространяющихся от исходного пункта и после переключения в центральном органе достигающих той или иной группы мышц, которая топографически соответствует данной начальной точке. В процессе смены воздействий вводятся или выводятся из деятельного состояния различные группы рецепторов. Таким образом, рецепторы анализируют последовательные взаимоотношения, возникающие между животным организмом и возбуждающимся рецепторным полем, а в конечном счете в самой мышечной реакции. Изменение во внешней среде обуславливает соответствующее изменение в состоянии мышц, введенных в сократительный акт или выключенных из него. Последовательность двигательных актов, таким образом, является результатом последовательности изменений внешней среды.

Возникающие при этом движения не лишены значения; каждое из них имеет очевидный смысл. Общая направленность движения в целом совпадает с направленностью движения, которое совершило бы нормальное интактное животное в аналогичных условиях. Так, кошка встает на ноги (Грэхэм Браун) на полу, который перемещается у нее под ногами в передне-заднем направлении и бежит галопом в соответствии с изменением скорости движения

требана. Равным образом раздражение незначительным электрическим током («электрическая блоха»), осторожно нанесенное этномологической иглой на кожу волосяного покрова плеча собаки, вызывает приближение задней лапы с выпущенными когтями к месту раздражения и ритмическое почесывание волосяного покрова этого участка. Если место раздражения расположено впереди, около уха, лапа направляется прямо туда, если оно лежит позади, в области поясницы, лапа движется в соответствующем направлении, и то же самое происходит, если раздражается участок, лежащий между описанными двумя. Перечень подобных целесообразных движений весьма обширен. Если животное одной ногой наступило на колючку, оно приподнимает эту ногу над землей, удаляясь при этом на остальных конечностях. Молоко, влитое ему в рот, проглатывается, кислота — выплевывается. Кошка, будучи сброшена с высоты ногами вверх, рефлекторно приземляется на ноги. Собака отряхивается после погружения в воду. Севшая на ухо животного муха тотчас же сгоняется резким движением. Если в ухо попала вода, она выбрасывается оттуда энергичным встряхиванием головы. Полный перечень подобных действий далеко превысил бы перечисленные здесь движения. Эксперименты Грэхэма-Брауна и Р. Магнуса дают прекрасные тому примеры. Однако если после всего сказанного мы сравним описанные движения с адекватной реакцией нормального животного, мы увидим, что вся совокупность этих движений является лишь весьма неполным комплексом поведения. Среди них отсутствуют все «социальные» реакции. Состояние голода проявляется при этом как в виде общего беспокойства, так и оживления коленного рефлекса, однако животное не способно узнавать пищу как таковую: оно не обнаруживает памяти, его нельзя воспитать или выучить, оно не усваивает клички. Лишенное какой бы то ни было разумности тело фатально реагирует подобно сложному автомату на определенные воздействия физической, как это делает автомат, но не психической природы.

Существенно, однако, что эти несознательные действия приносят в движение всю моторную систему животного в целом. Таким образом, система без разума в состоянии и ходить, и бегать, она может также прыгать. В эти действия входят способность балансировать и управлять собственным весом, а также хорошая координация движений. Здесь уже имеется интеграция, правда интеграция чисто двигательная. Заслуживает внимания, что эти действия выполняются без участия сознания, если понимать сознание в обычном значении слова. Конечно, мы не забываем, что то, что мы наблюдаем в данном случае, является артефактом. Но это — артефакт анализа. И то обстоятельство, что артефакт такой степени эффективности возможно получить у животных с высоким уровнем «разумности», как кошка или собака, застав-

ляет думать.
леке в Голландии
Поведение на
но рефлекторно
даст мало воз
жающими усло
лей степени, д
вивается все
«сознательное»
торное, и «соз
большее значе
как часть это
«навыков». На
действия; рефл
знательного ак
дение; рефлекто
дует смешивати

Объекты изу
собака), исполь
случаев были
выделения из у
формами взаим
чения рефлекто
ственных услови
взаимоотношени
организации), и
реакции, хотя
объяснимы в с
в своих проявл

Рассмотрим
категории. Мы
рипной послови
«я» представляет
ческой точки зр
нас самих. «Я»
запечатлеть ин

¹ В этой книге
ным учитывают ст
Г. У. Монсэррат в к
выражает это следу
дует иметь в виду м
и большее разнообра
гие, с которыми он
выражения в более

ляет думать, что у менее сложно организованных животных рефлекс в большей степени является основой общего их поведения. Поведение паука описывается как исключительно рефлекторное; но рефлекторное действие, насколько мы можем его наблюдать, дает мало возможностей для обеспечения взаимодействия с окружающими условиями для лошади, кошки, собаки или, в еще меньшей степени, для нас самих. По-видимому, по мере того как развивается все живое во взаимоотношениях с внешней средой, «сознательное» поведение стремится заменить поведение рефлекторное, и «сознательные» действия приобретают все большее и большее значение. Параллельно с этим развитием и по сути дела как часть этого развития, по-видимому, увеличивается роль «навыков». Навык всегда возникает в процессе сознательного действия; рефлекторное поведение не возникает в процессе сознательного акта никогда. Навык — всегда приобретенное поведение; рефлекторное поведение всегда врожденное. Навык не следует смешивать с рефлекторным действием.

Объекты изучения рефлекторных действий (спинальные кошка, собака), использованные здесь для рассмотрения, в большей части случаев были искусственно изолированы, так сказать, путем выделения из условий жизни с относительно высоко развитыми¹ формами взаимоотношений с внешней средой. Объекты изучения рефлекторного поведения могли быть даны в менее искусственных условиях, когда животное осуществляет менее сложные взаимоотношения с окружающим миром (животные более низкой организации), как например лягушка. Однако в этом случае реакции, хотя и получаются более естественным путем, трудно объяснимы в отношении их целесообразности и менее полны в своих проявлениях.

3

Рассмотрим поведение иного рода, так сказать, акты иной категории. Мы вступаем в область психического. Согласно старинной пословице, для раздавленного червяка его раздавленное «я» представляется большей половиной мира. С антропоморфической точки зрения подобный червяк является отображением нас самих. «Я» каждого из нас весьма богато возможностями запечатлевать интеграцию, которую мы собираемся рассматривать.

¹ В этой книге выражения «высший» и «низший» в применении к животным учитывают степень сложности существования во внешней среде. К. У. Монсаррат в книге «Я сам, мое мышление и мои мысли» (1942, стр. 117) выражает это следующими словами: «... под высшим животным здесь следует иметь в виду животное, которое обнаруживает более высокую степень и большее разнообразие в его общении с окружающим, чем некоторые другие, с которыми оно сравнивается». Некоторые биологи употребляют эти выражения в более широком понимании.

Мы способны удерживать в памяти последовательность нервных процессов, которую мы использовали раньше, не вовлекая всякий раз центральный орган. Рецепторные окончания нервных волокон, как мы теперь считаем, являются органами чувств, хотя природа психических явлений, происходящих в центральном органе, остается неясной. Подобная структура механизма «пяти чувств» находится еще в процессе изучения. Посредством последующего взаимодействия с психическим для индивидуума существует мир субъективного и объективного. Индивид обретает психическое бытие. Интеллект приобретает все новые качества. Каждый прожитый день является сценой, где господствует довольство или болезни, где разыгрываются комедии, фарсы или трагедии, *dramatic persona* которых — «я». И все длится до поры, пока не опустится занавес. Это «я» является единством. Непрерывность его существования во времени, постоянство его точек зрения, порою в какой-то мере нарушаемое, неповторимая индивидуальность его жизненного опыта — все это объединяется в виде целостной сущности. Несмотря на множество возможных характеристик, эта сущность воспринимает себя как самостоятельное единство (*self-cohesion*). Так рассматривает себя она сама, так же рассматривают ее и окружающие. К ней обращаются как к таковой, называя по имени, на которое она отзывается. Как таковую учитывают ее Закон и Государство. Как она, так и они отождествляют эту единую сущность с определенным телом, которое рассматривается и ею и ими как ее неотъемлемая интегративная часть. Короче, имеется неоспоримая и несомненная убежденность, что она существует как индивидуальность. Грамматическая логика закрепляет это в форме личного местоимения единственного числа. Все ее многообразие охватывается и объемлется ее единством. Примером того, насколько привычно и с какой очевидностью «я» рассматривает себя, именно как себя, служит бинокулярное зрение. Наше бинокулярное поле зрения, как показывает анализ, предполагает возможность глядеть как бы одним глазом, расположенным по линии, делящей лицо пополам на уровне корня носа. Глядящий бессознательно принимает, что видит глазом циклопа. Центр вращения которого находится в только что упомянутой точке. В пределах соответствующего поля зрения он обретает чувство глубины, бессознательно объединяя изображения точек, фактически фиксированных в отдельности каждым глазом, а также множество гомонимно и гетеронимно перекрещенных изображений. Совмещение всех этих элементов основано на отбрасывании (при подсознательно протекающем алгебраическом суммировании) несовместимостей элементов их восприятий для правого и левого глаза. Единство изображений получается с помощью примирения различий, пусть не чересчур значительных, со стороны воспринимающего «я». Можно привести и другие примеры, Яркость бинокулярного поля зрения едва ли существенно отличается

от такового.
Однако...
в два раза...
ном. Если...
глаза меня...
зрения дру...
зывается по...
монокулярн...
монокулярн...
колебания...
лярное поле...
интеграция...
тового оттен...
бинокулярно...
известны ко...
фон». Если...
изображения...
это как ряд...
неизменно ед...
Значение рис...
то же время...
бы то ни бы...
определяющи...
симптомов у...
Ему приходит...
меты, а двоен...
идею из двух...
воспринимает...
отдельное из...
определяющим...
в пользу того...
одного не сущ...
из двух изобра...
пространственн...
элементом син...
по себе обеспеч...
как если бы дв...
уровню, соедин...

Помимо при...
требующий рассм...
системой может...
в работе двух ос...
другую систем о...
краткости

от таковой обеих одинаково освещенных монокулярных полей. Однако количество стимулов, получаемых от обоих глаз, примерно в два раза больше при бинокулярном зрении, чем при монокулярном. Если в случае несложных полей яркость поля зрения одного глаза меньше (но не слишком значительно), чем яркость поля зрения другого глаза, яркость бинокулярного поля зрения оказывается по величине промежуточной между яркостями обеих монокулярных полей. Если разница между яркостями обеих монокулярных полей чересчур велика, возникают чередующиеся колебания, т. е. антагонизм, а не слияние полей в одно бинокулярное поле. Точно так же при восприятии цвета бинокулярная интеграция выражается в воспроизведении промежуточного цветового оттенка: так, например, красная и зеленая почтовые марки бинокулярно синтезируются в блестящий бронзовый топ. Хорошо известны контурные изображения, часто называемые «фигура-фон». Если, например, при рассматривании карнизообразного изображения нависающих образований попытаться рассмотреть это как ряд восходящих ступеней, характер изображаемого неизменно един: либо это только картина, либо — только ступени. Значение рисунка никогда не бывает и тем и другим в одно и то же время. Будь это так, изображение лишилось бы какого бы то ни было смысла. Физическая интеграция находится под определяющим влиянием содержания и значения. Один из первых симптомов у страдающего косоглазием — «двоение» предметов. Ему приходится приучить себя к сознанию, что дwoятся не предметы, а двоение просходит в нем самом, в его видящем «я». Каждое из двух изображений одного предмета благодаря косоглазию воспринимается в оптической картине вполне убедительно, как отдельное изображение. В первый момент косоглазие остается определяющим фактором, несмотря на самоубеждающую критику в пользу того, что в действительности двух предметов на месте одного не существует. Однако «я» выучивается подавлять одно из двух изображений. Соединение во времени без обязательного пространственного соединения в мозгу является таким образом элементом синтеза в сознании. Одновременность сама по себе обеспечит интеллектуальное единство. Это похоже на то, как если бы два человека, близкие по характеру и умственному уровню, соединили бы свой индивидуальный опыт воедино.



Помимо приведенных, остается еще один тип интеграции, требующий рассмотрения, хотя стремление связать его с нервной системой может вызвать возражения. Интеграция проявлялась в работе двух основных и в известном смысле дополняющих одна другую систем организма. Физико-химическая система (или для краткости — физическая) обеспечивает единство живой машины,

без какового последняя являлась бы простым сочетанием сосуществующих органов. Система психики создает из психических компонентов воспринимающего субъекта думающий и имеющий желания разумный индивид. Хотя наше изложение описывает обе эти системы с их интегративными функциями отдельно одна от другой, в действительности они в значительной степени дополняют одна другую, и жизнь в бесчисленных ее проявлениях использует их одновременно. Нельзя считать, что физическое явление всякий раз не иначе как физическим или психическое — нечто только психическое. Формальное разделение индивида на две составляющих, которое в нашем описании используется с целью анализа, порождает артефакты, каких не существует в природе.

Для наших целей две схематические составляющие части одной фигуры, которую наш метод разделил, должны быть соединены вместе. Пока этого не сделано, мы не будем иметь перед собой и подобия совершенного создания рассматриваемого нами типа. Эту интеграцию можно себе представить как последнюю и окончательную интеграцию.

Однако эта интеграция должна преодолеть трудность необычного характера. Ей придется совместить две несовместимости, ей придется объединить две несопоставимые сущности. Так, например, я вижу солнце: глаза, тренированные в известном направлении, улавливают незначительный пучок солнечного излучения, определенного диапазона длины волн, испущенных солнцем менее 10 минут назад. Это излучение конденсируется в виде круглого пятна на сетчатке и вызывает фотохимическую реакцию, которая в свою очередь возбуждает нервные волокна, передающие свое возбуждение к определенным частям мозга и в конце концов к коре его. На пути от сетчатки к коре среда, по которой распространяется возбуждение, исключительно нервная. Это значит, что реакция может быть отнесена к категории электрических. Какая-то часть этой электрической реакции, возникшей в глазу, не достигает мозговой коры, но отклоняется на побочный путь по нервным волокнам, переключающим ее на небольшую мышцу, которая, сокращаясь, предохраняет сетчатку от избытка света. Электрический ток, распространявшийся до мышцы, возбуждает ее. Цепь событий, начиная от вступления солнечных лучей в глаз и кончая, с одной стороны, сокращением зрачковой мышцы, а с другой — электрическими явлениями в мозговой коре, является последовательным рядом звеньев в общей цепи физической «причинности», которая благодаря науке становится нам понятной. Зато в другой последовательности событий, которая продолжается или заканчивается реакцией мозговой коры, имеет место комплекс явлений, совершенно для нас неясных, в объяснении которых наука не может нам помочь. Перед нами комплекс явлений, по-видимому несопо-

ставимый
комплекс
размерна
которая
уплощен
видимых
сомнений
ством, ко
допущения
щего «я». У
событий оо
водят к пр
мере не на
Мы, разум
этапе «виде
при дневны
так же с то
или иного п
в течение
наличие дву
лений, одно
природы, пр
действие.
Таково в
понимания л
этой взаимос
а именно —
акт. В качес
действительн
ния губ, язык
весьма ясно б
чае «я» может
случае язык
Проделав эт
движение кус
мышц и перво
тельное «я», о
кусочек оказалс
Таким образом
приятия в тот
вигия педейств
которые делаю
Ничего говор
ность физическ
при благоприят
2 См. изложени
Философия,

ставимый ни с одним из тех физических событий, которые к этому комплексу приводят. «Я» видит солнце. Оно воспринимает двухразмерный диск определенной яркости, расположенный в небе, которое представляется полем меньшей яркости, имеющим форму уплощенного свода, покрывающего «я», а также сотни других видимых предметов. Что подобная картина в голове не существует, сомнений быть не может. Зрение наделено замечательным свойством, которое называется проекцией, в форме неоспоримого допущения, что то, что видится, находится на расстоянии от глядящего «я». Уже было достаточно сказано, что в последовательности событий обнаружен этап, где физические условия в мозгу приводят к проявлениям психическим, которые, однако, ни в какой мере не напоминают о мозге или какой-либо другой части тела. Мы, разумеется, не можем предполагать, что на каком-либо этапе «видение солнца» переходит в некий зрительный «вакуум»; при дневных условиях какое-то видение всегда имеет место; точно так же с точки зрения физической: электрические волны из того или иного источника появляются в мозгу практически непрерывно в течение всего дня. Следует, по-видимому, предположить наличие двух непрерывно протекающих последовательных явлений, одно из которых физико-химической, другое психической природы, причем временами между обоими имеет место взаимодействие.

Таково взаимоотношение тело — сознание;² трудность его понимания лежит в вопросе «как?». Что касается выгоды этой взаимосвязи, то она представляется достаточно очевидной, а именно — возможность психического влияния на физический акт. В качестве иллюстрации возьмем пример из повседневной действительности; кусок пищи во рту является причиной движения губ, языка, щек и т. д. Сознательное «я» отдает себе отчет весьма ясно в том, вкусна или не вкусна пища. В первом случае «я» может проглотить пищу, во втором — выбросить. В первом случае язык и глотка проталкивают пищевой комок в пищевод. Прodelав это, наше сознающее «я» больше не контролирует движение куска, хотя последний еще находится в зоне действия мышц и нервов и они умело управляются с ним дальше. Сознательное «я», однако, уже потеряло контроль над ним. Даже если кусок окажется ядом, «я» не может непосредственно вмешаться. Таким образом, пищевой комок ускользает от чувственного восприятия в тот момент, когда наш выбор в отношении его становится недействительным. Психическое не сохраняется в условиях, которые делают его неэффективным.

Ниже говорится, что психическое может повысить реактивность физических систем тела. Таким образом, очевидно, что при благоприятных условиях реакция сетчатки может быть

² См. изложение, освещающее этот вопрос, в книге: У. Рассел Брейна. Философия, т. 21, 1946, стр 134.

обнаружена уже при воздействии всего шести фотонов; а зрительная реакция может обусловить двигательное поведение всего организма. Однако без зрительного восприятия не смогла бы осуществиться и генерализованная реакция. Процесс, посредством которого реакция частотного порядка биологически усиливается (amplification). Субстратом усиления является эмоциональное возбуждение. Духовное начало едва ли может выступать в качестве порогового для физического стимула. Но как проявление этого начала возникает эмоциональное возбуждение, и оно уже может завладеть всем организмом. Интенсификация поведения эмоциональным началом весьма частое явление в жизни живого организма. Однажды я имел возможность наблюдать под микроскопом кусающую блоху. Этот акт, рефлекторный или не рефлекторный, казалось, разыгрывался на фоне крайнего эмоционального возбуждения. Отбрасывая лилипутские масштабы явления, наблюдаемую сцену можно было сравнить с описанием крадущегося льва в «Саламбо». Это была мгновенно промелькнувшая картина, говорящая о целом океане эффектов заполнивших внутренний мир насекомого. Отсюда следует, что по меньшей мере одним из *raison d'être* наших психических функций является воздействие на физические акты организма. Значение психического для жизни индивида заключается, по-видимому, в оказании влияния на физические акты, в соблюдении интересов самосохранения — стремления, присущего организму. Следовательно, психика обеспечивает более полное соблюдение основных принципов существования, заложенных в живом организме.

Если сегодня подвергнуть это положение внимательному рассмотрению, являются страшные на первый взгляд обстоятельства. Мы понимаем, что свойственный организму с незапамятных времен принцип самосохранения как бы отменяется «новым порядком вещей»; новые формы существования отрицают формы, предшествующие им; на горизонте появляются новые моральные ценности. Возникает принцип альтруизма. Намечается крупное противоречие в виде поощрения поведения, движимого любовью к ближнему до степени пожертвования жизни собственного «я» ради жизни другого «я». Солдат отдает свою жизнь ради жизни других. Этот новый дух, по-видимому, в значительной мере соответствует развитию человека на нашей планете. Лорд Актон намечался создать «Историю Свободы», между тем не менее стоящим было бы создание «Истории Альтруизма». Это может быть сочтено отходом от физиологии, однако я не думаю, что это так. В «De Civitate Dei» св. Августина содержится немало физиологии. В той мере, в какой физиология включает в себя человека как физиологический фактор на нашей планете, это противоречие, главным действующим лицом которого он является, не лежит вне границ физиологической науки.

Признавая, что биологическая функция связи психического и физического заключается в расширении физических возможностей организма, следует далее ответить на вопрос, каким образом осуществляется подчинение физических действий организма психике. Этот вопрос лишь частично может быть задан в обратном смысле, так как только некоторые организмы наделены психическим компонентом. У тех, которые им наделены, однако, совершенно очевидно, что телесно-духовная связь обеспечивает в физическом мире физические возможности для выражения психического содержания.

У всех организмов, в которых физическое и психическое сосуществуют, каждое из двух достигает своих целей только благодаря *contact utile* между ними. И эта связь может выступить в качестве окончательной и высшей интеграции, завершающей и формирующей индивидуальность организма. Однако вопрос, как осуществляется эта связь, остается нерешенным; он остается там же, где Аристотель оставил его более чем 2000 лет тому назад. «Есть; однако, одно своеобразное несоответствие, которое нам следует отметить как характерное для этой и многих других психологических теорий. Они помещают душу в теле и соединяют ее с телом, не пытаясь вместе с тем определить причину этого соединения или телесные условия, в которых оно возникает. Однако именно это, по-видимому, и является основным вопросом».³ Вместо того чтобы, как это обычно делается в физиологии, не упоминать об этом пункте вовсе, нам казалось более правильным привлечь внимание к нему, используя экспериментальные наблюдения, приведенные в последней главе этой книги.

Можно избежать обсуждения этой связи между двумя несоизмеримыми факторами, однако лишь ценой принятия одной из двух других точек зрения. Если, например, мы будем исходить из представления психического «я», продвигаясь оттуда к его предполагаемому представлению о мире, включая сюда и представление о теле, все построение становится умозрительным и несовместимостью телесного и душевного отпадает. «Я» и его мир в этом случае едины по своей природе. Или же, учитывая, что здравый смысл, а также физика и химия, изучающие наше тело и окружающий его космос, сводят все это к единому фактору «энергии», мы можем предполагать, что наша способность мыслить представляет собой нечто вроде выделения этой «энергии». В этом случае несоответствие тело—душа также исчезает, ибо оба они стали формами «энергии», хотя в этом последнем случае это произошло благодаря допущению, которое, по-видимому, для многих является неоправданным.

Касаясь этих двух точек зрения, Рамон-и-Кахал сообщает, что в течение определенного времени он являлся ревностным

³ De Anima, I, 3, §§ 22—23, стр. 35. (В пер. Валласа).

сторонником первого взгляда, но отмечает далее, что в его практической деятельности приверженность к одной или другой точке зрения не имела ровно никакого значения. Я сказал бы, что точка зрения Беркли лишила бы «пизюминки» реальную действительность. Равным образом мне трудно себе представить, что достижения Древнего Рима возникли из подобной доктрины.

То мнение, что наша личность, может быть, составляется из двух основных элементов, не включает в себе, на мой взгляд, больше невероятности, чем допущение, что она зиждется только на одном начале.

Ч. Шеррингтон

ВСТУПЛЕНИЕ

Краткое со-
Характеристика
системы. Основ-
системы — рефл-
в простом рефл-
тора понижать
одного рода и п-
ким образом, ре-
между проведен-
вероятно, в знач-
ния дуги промеж-
сов. Латентное
ния. Латентные
одного из лате-
покоящейся ду-
ных реакций.
раздражения ил-
«момент» рефлекс-

Нигде в
настолько час-
в настоящее в-
существования
ной мере из т-
эти наблюдения
новского эволю-
о природе биос-
видимых форм
и глубоким ис-
гетики. Поэтому
и более наход-
и более орган-
логической н-
Физиологи-
ных точек зре-
Во-первых
индивидуальн-
ют, они
создают

Лекция 1

ВСТУПЛЕНИЕ. КООРДИНАЦИЯ В ПРОСТОМ РЕФЛЕКСЕ

Краткое содержание. Нервная система и интеграция реакций тела. Характеристика интеграции, осуществляющейся при посредстве нервной системы. Основная единица механизма интегративной деятельности нервной системы — рефлекс. Координация рефлексов между собой. Координация в простом рефлексе. Проведение в рефлекторной дуге. Способность рецептора понижать для своей рефлекторной дуги пороговое значение стимулов одного рода и повышать пороговое значение стимулов всех других родов (таким образом, речь идет об избирательной возбудимости в дуге). Различия между проведением в нервных стволах и в рефлекторных дугах (таковые, вероятно, в значительной степени обусловлены ролью в механизме проведения дуги промежуточных синаптических мембран). Латентное время рефлексов. Латентное время обратно пропорционально интенсивности раздражения. Латентные периоды первичных и инкрементных рефлексов. Ни для одного из латентных периодов не установлена связь между элементами покоящейся дуги. Реакция последствия — характеристика рефлекторных реакций. Увеличение реакции последствия посредством усиления раздражения или удлинения кратковременных раздражений. «Инерция» и «момент» рефлекторных реакций.

Нигде в физиологии клеточная теория не подтверждается настолько часто самой сущностью явлений, как это имеет место в настоящее время в изучении нервных реакций. В начале своего существования клеточная теория черпала примеры в значительной мере из чисто морфологических наблюдений. Точно так же эти наблюдения первоначально служили материалом для дарвиновского эволюционного учения. Но вместе с прогрессом знаний о природе биология выходит за пределы изучения только лишь видимых форм и все чаще и чаще обращается к более тонким и глубоким исследованиям, представляющим собой отрасли энергетики. Поэтому клеточная теория и эволюционное учение все более и более находят приложение в вопросах о функции и все более и более органично сливаются в своих целях и методах с физиологической наукой.

Физиология нервных реакций может изучаться с трех основных точек зрения.

Во-первых, нервные клетки, как все другие клетки, ведут индивидуальное существование — они дышат, они ассимилируют, они расходуют свои собственные запасы энергии, они восстанавливают утраченные части собственного тела; короче говоря, каж-

дая клетка является самостоятельной живой единицей, осуществляющей более или менее совершенно регуляцию трофических процессов, протекающих в ней. Таким образом, здесь возникают проблемы трофики как в отношении каждой нервной клетки, так и в отношении нервной системы в целом, и эти проблемы можно сопоставлять с проблемами, возникающими при изучении всех живых клеток. Несмотря на некоторые специфические особенности этой дифференцированной формы существования клетки, эти вопросы могут быть решены теми же методами, которые применяются при изучении трофики других клеток и тканей организма в целом. Прогрессу наших знаний в этой области мы обязаны последним исследованиям Ферворна и его сотрудников. Во-вторых, нервные клетки отличаются характерными особенностями, появление которых представляется специфичным именно для этих клеток. Они обладают весьма выраженной способностью к распространению (проведению) различных состояний возбуждения (нервных импульсов), которые возникают в них.

Поскольку эта способность является, по-видимому, наиболее типичной функциональной особенностью нервных клеток, где бы они ни находились, проблема о внутренней природе ее является вместе с тем проблемой самого существования нервных клеток и входит как часть в каждый вопрос о специфических реакциях нервной системы. Эта область исследований может быть названа исследованиями проводимости нервной клетки.

Третья проблема, возникающая у физиолога при изучении нервных реакций, — это интеграция. В многоклеточном организме, в особенности если речь идет о высших реакциях, составляющих его поведение как социальной единицы в экономике природы, именно нервные реакции *par excellence* играют интегрирующую роль, объединяют организм в одно целое и образуют из простого набора органов биологическую индивидуальность. Эта интегративная функция, с помощью которой нервная система объединяет отдельные органы в организм, обладающий социальным инстинктом, в индивидуальность, и является предметом этих лекций. Хотя данные двух вышеупомянутых направлений исследования и необходимы для понимания данного вопроса, последний должен развиваться из себя и ради себя.

Интеграция животного организма является, очевидно, результатом деятельности не какого-либо исключительно одного фактора, но нескольких факторов в организме. Таким образом, имеет место механическое комбинирование отдельных клеток индивида в единую массу. Это осуществляется фиброзными образованиями, капсулами органов, соединительной тканью вообще, например в печени, и, разумеется, фиброзным слоем кожи, одевающим все тело. В мышцах эта механическая интеграция органа может реализоваться в едином сухожильном натяжении, посредством

которого сила тяги миллиардов сократительных клеток может быть суммирована и концентрирована в одной точке приложения.

Интеграция является также результатом действия химических факторов. Так, органы репродукции, отдаленные один от другого, становятся единой системой в результате сообщения друг с другом посредством агентов химической природы; лактация наступает *post partum* во всех молочных железах самки после перерезки грудного отдела спинного мозга, разъединяющей все нервные связи между грудными и паховыми молочными железами (Гольц). В пищеварительных органах мы также обнаруживаем, что химические факторы координируют деятельность отдельных желез, участвуя таким образом в объединении функции пищеварительных желез в единое целое. Продукты пищеварения, начинающегося уже с помощью слюны, достигая пилорического отдела желудка, и продукты секреции желудка, достигая слизистой двенадцатиперстной кишки, образуют там вещества, которые, абсорбируясь, вызывают повышенную секрецию желудочного или панкреатического сока, соответственно обуславливают продление процесса пищеварения продуктов, вызвавших весь этот процесс (Бейлисс и Старлинг [188], Эдкинс [311]). Точно так же существует интеграция, которая обуславливается циркуляцией крови. Газовый обмен какой-либо ограниченной поверхности тела служит для обеспечения существования каждой живой единицы в организме. Кровь переносит избыток тепла, с тем чтобы компенсировать тепловые потери в других органах.

Однако интегрирующее действие нервной системы отличается от описанных не только тем, что ее действующее начало не представляет собой простое межклеточное вещество, как в случае соединительной ткани, но и способом перенесения вещества в виде массы, как в случае кровообращения. Нервная система осуществляет свое действие посредством живых линий стационарных клеток, вдоль которых она рассылает волны физико-химических сдвигов, которые в свою очередь действуют как начала, высвобождающие энергии отдаленных органов, до которых эти волны доходят. Отсюда неудивительно, что нервная интеграция отличается относительно высокой скоростью, т. е. особенностью, которая является специфическим отличием интегративного коррелирования у животных по сравнению с растениями, не имеющими нервной системы в обычном смысле слова.

В известном смысле нервная система представляет собой высшую форму выражения того, что французские физиологи характеризуют термином *milieu interne* (внутренняя среда). По мере перехода от одноклеточного организма к многоклеточному в общую физиологию входит новый элемент. Явления общепфизиологического порядка, происходящие в одноклеточном организме, могут быть разделены на две большие группы, а именно — явления, происходящие внутри клетки, а также происходящие у по-

верхности клетки, при которых силы, связанные с поверхностью раздела, имеют возможность проявляться на границе между организмом и его окружением. В многоклеточном же организме, помимо указанных, существует еще третья обширная группа явлений, а именно — межклеточных, происходящих в среде того сложного субстрата, который организм распределяет в большом количестве в межклеточных пространствах своей массы в качестве связующей среды между его отдельными живыми единицами.

Если межклеточная субстанция твердая, как например у многих видов соединительной ткани, природа физиологических факторов, для которых она является местом действия, скорее механическая, чем химическая. Организм обретает в этой субстанции опору для своего веса, рычаги для приложения своих сил и т. д., и в этом смысле межклеточная субстанция выполняет интегрирующую функцию. Если межклеточная субстанция — жидкость, как например кровь, лимфа и тканевый сок, она является местом действия скорее химических, нежели механических факторов. Сложность химизма этой *milieu interne* лучше всего может быть показана на примере специфичности преципитинов и т. д., когда межклеточная среда каждого вида животных обнаруживает свои собственные, присущие только ей свойства. Клетки многоклеточного организма имеют поэтому, помимо окружающей их среды, в которую погружен весь организм как единое целое и на воздействия которой клетки реагируют либо непосредственно или посредством поверхностных клеток, еще и внутреннюю среду, созданную самим организмом и во многих отношениях специфичную для него.

Однако внутренняя взаимосвязь в многоклеточном организме не исчерпывается одним межклеточным веществом. Межклеточная субстанция не представляет собой в конечном счете живого канала связи, тонко приспособленного к изменениям в динамике биологических процессов, хотя таковой должен существовать. И подлинная внутренняя связь появилась. Когда тело животного достигает определенной степени сложности как многоклеточная организация, специальные клетки принимают на себя экспресс-службу связывания других клеток друг с другом. Такие клетки, поскольку их функция — растягиваться от одной клетки до другой, обычно принимают удлинненную форму; они образуют протоплазматические нити и взаимосвязываются посредством проведения нервных импульсов. И мы обнаруживаем эту живую связь, нашедшую себе применение там, где, как сказано выше, необходимы быстрота и тонкая слаженность во времени, как например в движениях животного, а также там, где необходима точность в пространственном приспособлении, что также свойственно движениям. Именно с точки зрения взаимодействующей функции нервной системы, та область исследований нервных реакций, которую мы в начале изложения назвали третьей, или интегри-

рующей, приобретает свое должное значение. Активность взаимосвязи проявляется в координации отдельных частей животного организма посредством рефлекторных актов.

Необходимо внести ясность в наше понимание выражения «рефлекторный» акт.

Как растениям, так и животным присуще большое количество действий, начальная причина которых может быть прослежена и сведена к определенным явлениям в окружающей среде. Явление в окружающем мире — это любое изменение, которое воздействует на организм в качестве возбуждающего стимула. Энергия, сообщенная организму стимулом, нередко значительно меньше в количественном отношении, чем энергия, которую сам организм высвобождает в виде движения или другого проявления, наступающего вследствие приложения стимула. Этот излишек энергии следует относить к энергетическому потенциалу самого организма. Очевидно, изменение в окружающей среде действует на живые механизмы организма как высвобождающий фактор. Источник высвобожденной энергии может быть прослежен до определенных химических соединений в организме. Эти последние обладают высокими потенциальными возможностями и тотчас или спустя некоторое время после воздействия стимула частично распадаются, освобождая таким путем заключенную в них энергию для внешних ее проявлений. Вполне возможно, а для многих недифференцированных организмов, особенно одноклеточных (например, амеба), дело в действительности именно так и обстоит, что одна и та же живая структура не только претерпевает эти физико-химические изменения в участке, на который воздействовал внешний агент, но является в то же время и местом распространения этих изменений от частицы к частице, пока не наступит в результате изменение в форме двигательного акта. В этом случае начальная реакция, или рецепция стимула, пространственная передача, или проведение реакции, и двигательный или другой конечный эффект являются процессами, которые происходят в одной и той же живой структуре. Однако во многих организмах эти отделимые друг от друга компоненты реакции осуществляются отдельными же специфическими структурами. Предположим, животное поворачивает голову в ответ на внезапное появление света. Одни области его тела участвуют в этой реакции, тогда как другие области не участвуют. Определенная часть мускулатуры, в особенности скелетных мышц, сокращается. Внешний стимул, так сказать, проводится к этим мышцам определенными нервами в измененной форме нервного импульса. Если нервы шеи перерезаны, конечный эффект в делах этой области не состоится; нервы также не могут сами по себе обеспечить движение при приложении стимула. Зрительный нерв сам по себе не может перейти в состояние собственной специфической активности при применении света. Возникнове-

ние активного нервного процесса вследствие действия света — функция исключительно (в данном примере) клеток сетчатки, т. е. рецепторов сетчатки. В подобных случаях существуют три отдельные структуры для этих трех процессов — их возникновение, проведение и конечный эффект.

Эти реакции, в которых вслед за возникновением возбуждения следует конечный эффект (благодаря проведению по проводнику, который сам не в состоянии обеспечить ни конечного эффекта, ни в естественных условиях реакции восприятия), есть «рефлексы». Проводниками являются нервы. Обычно величины пространства и интервалы времени, преодолеваемые с помощью нервных проводников, достаточно велики и легко могут быть измерены. Но имеются примеры, в особенности внутри одноклеточного организма или одноклеточного органа, когда величины пространства и интервалы времени малы. В таких случаях распространение ответной реакции может включать в себя «проведение» (*Potentialodendron*, *Vorticella*), в некоторой степени специфическое. Что касается случаев, когда ни гистологически, ни физиологически специфический проводник обнаружен быть не может, термин «рефлекс», по-видимому, лучше не применять. Лучше сохранить это выражение для реакций, где проявляются специфически характерные нервные процессы и морфологически дифференцированные нервные клетки, тем более что процесс проведения в нерве, вероятно, процесс специализированный.

Поэтому понятие рефлекса включает в себя по меньшей мере три отдельные структуры — эффекторный орган (например, железистые клетки или мышечные клетки), проводящий нервный путь, или проводник, ведущий к этому органу, и орган, где возникает реакция, — рецептор. Проводник в реакциях, которые мы должны изучить, состоит по меньшей мере из двух нервных клеток: одной, связанной с рецептором, и другой — с эффектором. Для наших целей рецептор лучше понимать как часть, включенную в нервную систему, и поэтому более удобно говорить о всей цепи образований — рецептор, проводник и эффектор — как о рефлекторной дуге. Всю ту часть цепи, которая подводит к эффектору, но не включает в себя эффектор и нервную клетку, связанную с ним, будет удобно назвать афферентной дугой.

Рефлекторная дуга представляет собой элементарную единицу механизма нервной системы, когда эта система рассматривается в аспекте ее интегрирующей деятельности. Элементарная реакция нервной интеграции есть рефлекс, ибо всякий рефлекс является интегративной реакцией, и ни одна нервная реакция, кроме рефлекса, не является завершенным актом интеграции. Нервный синтез индивидуума, без чего последний был бы простым собранием сосуществующих органов, реализуется в виде координирования посредством рефлекторных актов. Но хотя элементарная реакция в процессе интеграции есть рефлекс,

не всякий рефлекс является элементарной реакцией, поскольку некоторые из них сами состоят из более простых рефлексов. Поэтому координация есть отчасти организация в одно целое самих рефлексов. Поэтому в этой координации, очевидно, имеются две степени.

ПРОСТОЙ РЕФЛЕКС

Существует координация, которая начинается с рефлекторного акта, когда активность эффекторного органа обусловлена возбуждением рецептора, причем предполагается, что все другие части организма не участвуют в возникновении данного явления и не реагируют на него. В координации этого рода рефлекс рассматривается отдельно, как бы вне связи со всеми другими рефлекторными деятельностями. Это — простой рефлекс. Возможно, «простой рефлекс» является чисто абстрактным понятием, так как все части нервной системы связаны воедино и, вероятно, ни одна из них не в состоянии участвовать в какой-либо реакции, не воздействуя и не испытывая воздействия со стороны других частей, причем вся система, несомненно, никогда не находится в состоянии полного покоя. Однако понятие «простая рефлекторная реакция» оправданно, хотя и несколько проблематично. Существуют рефлексy различной степени сложности, и это полезно учитывать при анализе сложных рефлексов, для того чтобы выделить в них рефлекторные компоненты, которые мы должны рассматривать отдельно, как если бы это были отдельные рефлексy.

В простом рефлексе проявляется первая степень координации. Очевидно, однако, что если интеграция в живом организме основана на координации посредством рефлекторного акта, сами рефлекторные акты должны быть координированы друг с другом; для координации с помощью рефлекса должна существовать координация рефлексов. Эта последняя есть вторая степень координации. Результатом нормального рефлекторного акта в организме является взаимоупорядочение и определенная последовательность реакций. Это очень отчетливо выявляется на примере скелетной мускулатуры. Координация предусматривает взаимодействие в определенном порядке множества простых рефлексов, осуществляющихся одновременно, т. е. рефлекторную модель, рисунок или «комбинацию», если возможно подобное использование психологического термина. Определенный порядок «следования» предполагает необходимость подавления одного рефлекса другим или одной группы рефлексов другой группой, т. е. упорядоченную смену одного рефлекторного рисунка другим. Чтобы эта последовательность могла осуществиться в определенном порядке, ни один компонент предыдущего рефлекса не может остаться без того, чтобы не нарушить гармоничность нового реф-

лекса, сменившего первый. Поэтому, когда происходит смена одного рефлекса другим, это обычно является значительным изменением, широко распространяющимся по первым дугам.

Это объединение рефлексов с упорядочением их взаимодействия и последовательности и составляет координацию, а отсутствие этого — некоординированность. Поэтому, учитывая сказанное, мы должны различать координации рефлексов, осуществляющихся одновременно или последовательно. Главный секрет нервной координации лежит, очевидно, в объединении рефлексов.

КООРДИНАЦИЯ В ПРОСТОМ РЕФЛЕКСЕ

Чтобы проложить путь к пониманию более сложных вопросов координации, лучше всего принять в качестве исходного изложенное выше положение о первой степени координации, или о координации в простом рефлексе. Если принять значение этой координации как интегратора живого организма, вся деятельность нервной системы может быть суммирована в одном выражении — «проведение». В простом рефлексе координация проявляется в том, что результат рефлекса, выраженный в виде активизации в эффекторе, представляет собой ответ, соответствующий стимулу, воздействующему на рецептор. Это непереносимое свойство конечного эффекта в значительной мере может быть сведено к деятельности проводника, находящегося между рецептором и воздействующим агентом. Поэтому знание особенностей этого проведения является первой задачей исследования в данном направлении.

Однако раньше всего нам следует вспомнить, что, имея дело с рефлексами, даже в эксперименте мы очень часто считаем их реакциями, для которых рефлекторная дуга существует как целое, без всякого разделения на ее составные части. Рефлекторная дуга, понимаемая таким образом, включает в себя рецептор. Несомненно, этот последний является точно таким же функциональным звеном дуги, как и другие ее звенья. Однако для изучения проведения в дуге очевидно, что, включая сюда рецептор, мы включаем структуру, в которой, как ясно из названия, адаптация специализирована на возбуждении иного рода, чем возбуждение для всех остальных элементов дуги. Поэтому, поскольку мы должны включить рецептор в рефлекторную дугу, полезно рассмотреть характерные элементы, которые приносят это включение в функционирование дуги.

Маршалл Холл обратил внимание на то, что рефлекс значительно более легко вызывается с рецепторных поверхностей, чем со стволов афферентных нервов. Это наблюдение неоднократно подтверждалось впоследствии (Экхард, Бидерман). Штейнхах [190] измерил понижение порогового значения стимуляции, когда у ля-

лягушки рефлекс вызывается механическим стимулом, воздействующим на кожу, по сравнению с порогом раздражения кожного нерва. Это снижение значительно. Имеется большое количество примеров, когда рефлекс могут быть вызваны с рецепторных поверхностей только определенными стимулами. Гольц [45] безуспешно пытался вызвать рефлекторное кваканье у самки лягушки при помощи кожного электрического раздражения. Механические раздражения невреждающего характера были единственными, которые оказывались эффективными. Прямая стимуляция афферентного нерва вызывает рефлекс лишь в весьма редких случаях. Позднее ученик Гольца Гергенс [68] сумел вызвать рефлекс, нанося на кожу слабое раздражение, полученное от стимулятора.

Отчетливый рефлекс [304] можно получить с подошвы задней ноги спинальной лягушки. При этом происходит короткое энергичное сокращение в коленном, бедренном и стопном суставах. Этот «разгибательный бросок». Он может быть получен только в ответ на особую форму механической стимуляции. Мне никогда не удавалось вызвать его ни электрическим раздражением, ни любым другим, нанесенным непосредственно на ствол афферентного нерва.

Весьма характерен также рефлекс у кошки с мочки уха [304]. Если сдавить кончик ушной раковины, или пощекотать его, или в некоторых случаях даже только прикоснуться к нему, мочка сокращается таким образом, что ее свободный конец поворачивается назад, как на дарвиновском [850] рисунке кошки, приготовившейся к нападению. Афферентный нерв этого рефлекса, по крайней мере частично, по-видимому, является не пятым черепным нервом, но передним шейным нервом. Рефлекс очень рано восстанавливается после децеребрации и очень поздно подавляется хлороформным наркозом. Этот рефлекс, хотя он легко вызывается механическими воздействиями на кожу, мне ни разу не удалось вызвать с помощью любой из форм электрической стимуляции.

Подобного рода различие обнаруживается, хотя и в меньшей степени, у чесательного рефлекса [87, 126, 251, 252, 300]. Этот рефлекс является одним из рефлексов, когда различные виды не вредящих механических раздражений (потирание, щекотание, постукивание), нанесенных на кожу спины, позади плеча, вызывают ритмическое сгибание (чесательное движение) задней конечности, приводя ступню к месту раздражения. Этот рефлекс у спинальной собаки хотя обычно и вызывается без труда, значительно варьирует по степени легкости его получения. Если он вызывается легко, его можно получить с помощью различных видов как электрического, так и механического раздражения. Однако если он вызывается с трудом, то электрическая стимуляция абсолютно не дает эффекта, в то время как потирание и другие

соответствующие стимулы все же вызывают рефлекс, хотя и не так отчетливо и не с такой интенсивностью, как обычно.

Вопросом, тесно примыкающим к изложенному, является многократно обсуждавшийся вопрос о чувствительности различных внутренних органов. Хорошо известно, что прямое раздражение афферентных нервов висцеральной системы само по себе может вызвать рефлекс на кровяное давление и т. д. Однако относительно чувствительности самих внутренних органов мы знаем, что, с одной стороны, прохождение желчных и почечных

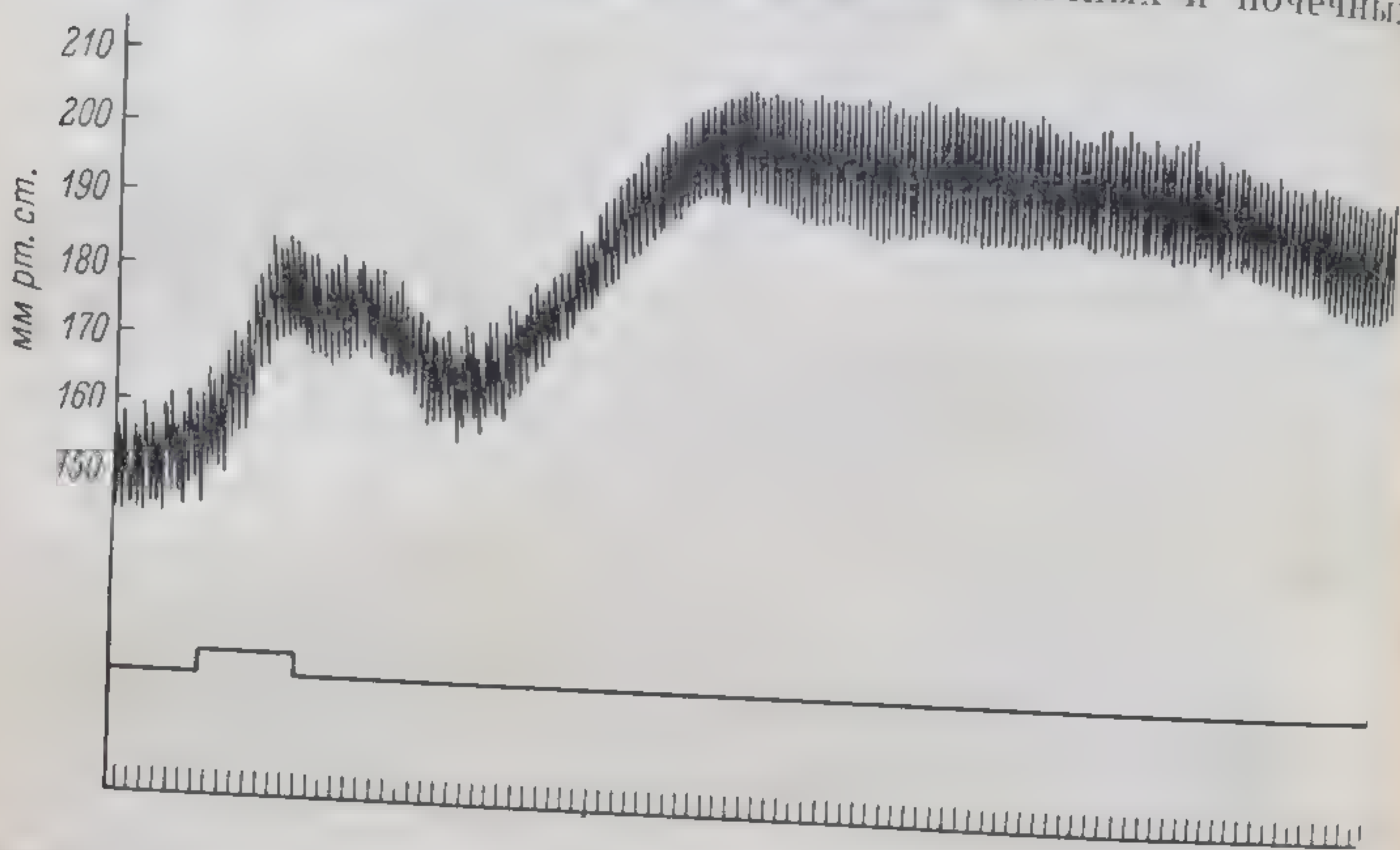


Рис. 1. Влияние растяжения общего желчного протока на артериальное давление. Коника под CNCl_3 и кураре. Двусторонняя ваготомия.
Сверху вниз: артериальное давление, в мм рт. ст.; отметка раздражения (подъем линии соответствует быстрому введению 2.5 мл солевого раствора в общий желчный проток); время, в 1 сек.

камней и т. д. сопровождается ощущениями большой интенсивности, а с другой — известна нечувствительность этих путей и различных связанных с ними висцеральных органов, что отмечено Галлером [6] и наблюдалось также хирургами, работавшими в условиях, благоприятствовавших изучению этого вопроса. Раздражение, которое причиняет боль в этих внутренних органах, обычно механической природы, как например камни; нож или игла хирурга также являются механическими раздражителями, и Галлер с сотрудниками в своих исследованиях применяли разнородные раздражения, по большей части также механического характера. Но будучи механическими, последние качественно отличались от первых, которые являлись растягивающими. Действие камня можно воспроизвести, вводя какую-либо безвредную жидкость. При этом можно вызвать [194] от-

четливые рефлексорные реакции с того самого органа (рис. 1), разрезы и повреждения которого остаются без эффекта. Для того чтобы опыты Галлера и хирургическая практика пришли в соответствие с медицинскими данными при наличии камней, необходимо, чтобы механическое раздражение было адекватным. Таким образом, мы видим, что в случае, если применяемый механический раздражитель сходен с раздражителем, встречающимся в естественных условиях, ставших достоянием медицины, результаты экспериментов и результаты наблюдений у постели больного — явления одного порядка.

Отсюда мы можем сделать предварительное заключение, ибо факты оправдывают только весьма осторожное суждение, что роль, которую играет рецептор в рефлексорной дуге, в основном несколько иная, чем роль только чувствительного органа. Рецептор представляет собой механизм, в большей или меньшей степени настроенный специально на один или несколько стимулов. Мы можем предполагать, что эти настраивающие функции проявляются в виде весьма распространенной специализации, а именно в обеспечении преимущественного восприятия стимулов одного характера и в то же самое время в понижении восприимчивости стимулов другого характера. Поэтому основной функцией рецептора [205] является понижение порога возбудимости дуги по отношению к действию стимулов определенного вида и повышение этого порога для всех других стимулов. Это вполне сопоставимо с наличием низкого порога тактильной чувствительности при механической стимуляции волоском (Фрей [172]) и одновременно с высоким порогом по отношению к электрическому раздражению кожи (Фрей). Адаптация обусловила возникновение механизма, с помощью которого стимуляция одного вида становится адекватной. Стимулы иной, неадекватной природы, для восприятия которых адаптация не выработала соответствующего механизма, оказываются в менее выгодном положении. Электрические раздражения в большей части случаев наиболее удобны в экспериментальной работе, они легко дозируются, в особенности в отношении интенсивности и длительности. Однако поскольку электрические раздражители в естественных условиях не универсальны, не возникло причин для образования в организме рецепторов, которые соответствовали бы таким раздражителям. Мы должны констатировать, что электрические раздражители никогда не являются адекватными стимулами для какого бы то ни было рецептора, поскольку они представляют собой искусственную форму стимуляции, тогда как каждый адекватный раздражитель должен, очевидно, представлять собой естественную его форму. В связи с этим достаточно неожиданным является то, что электрические раздражители, нанесенные на рецепторные органы, оказываются эффективными возбудителями рефлексов. Это особенно относится к классу рефлексов, рецепторные клетки которых настроены

на реакции по отношению к психическим агентам. В этих случаях электрические раздражения оказываются в высокой степени эффективными. Однако условия адаптации к раздражению в данном случае своеобразны. Более удобно будет рассмотреть их несколько позже.

Из сказанного мы делаем вывод, что основной функцией той части механизма рефлекторной дуги, которая составляет рецептор, является избирательная возбудимость. Этим путем он участвует в координации, так как делает соответствующую дугу восприимчивой лишь к определенным раздражителям, в то время как другие дуги, не имеющие такого рода рецепторов, на эти раздражения не отвечают, и, с другой стороны, это делает данную рефлекторную дугу не готовой к реакции на некоторые другие раздражения, к восприятию которых приспособлены другие дуги. Таким образом, этот механизм, обеспечивая увеличение количества возможных реакций части организма на воздействия окружающей среды, как бы стремится предотвратить смешивание реакций (некоординацию) с помощью приспособления определенного раздражителя к определенной реакции.

В целом мы можем рассматривать рецептор как образование, имеющее отношение скорее к модальности возбуждения, чем к особенностям проведения по рефлекторной дуге, и теперь можем возвратиться к тем сторонам проводимости, которые сами по себе отличаются существенными особенностями в процессе координации.

Нервная проводимость изучалась чаще всего на нервных стволах. Проводимость в рефлексах несомненно является по своему пространственному местоположению в основном проводимостью по нервным стволам. И все же рефлекторная проводимость значительно отличается от проводимости нервных стволов.

Наиболее характерными особенностями проведения по нервным стволам и в рефлекторных дугах являются: 1) меньшая скорость, если судить по измерениям латентного периода между нанесением раздражения и появлением конечного эффекта, причем это различие больше для слабых раздражителей, чем для сильных; 2) менее близкое соответствие между моментом прекращения раздражения и моментом прекращения конечного эффекта, т. е. имеет место отчетливое «последствие»; 3) менее близкое соответствие между ритмом раздражения и ритмом конечного эффекта; 4) менее близкое соответствие между градуальным увеличением интенсивности раздражения и градуальным увеличением интенсивности конечного эффекта; 5) значительное сопротивление к прохождению нервного импульса, которое, однако, без труда преодолевается последовательностью импульсов (временная суммация); 6) необратимость направления проведения по сравнению с обратимостью в нервных стволах; 7) утомляемость в противоположность сравнительной неутомляемости нервных стволов;

8) более значительная изменчивость пороговых величин раздражения по сравнению с нервными стволами; 9) рефрактерный период, «проторение», торможение и способность впадать в состояние шока в степени, неизвестной для нервных стволов; 10) большая зависимость от кровообращения и снабжения кислородом (Ферворн, Винтерштейн, Бейер и др.); 11) более выраженная восприимчивость к действию различных лекарств-анестетиков.

Эти различия между проводимостью в рефлекторной дуге и нервных стволах могут быть соответственно отнесены к той части рефлекторной дуги, которая лежит в сером веществе. Элементы серого вещества выше по организации и больше по количеству по сравнению с компонентами тела нервных клеток — перикариями [170] — тончайшими отростками нервных клеток (дендритных и аксональных нервных волокон) и нейроглией.

Нейроглия имеется в белом веществе, так же как и в сером, и нет достаточных причин приписывать приведенные выше особенности проведения в рефлекторной дуге той ее части, которая состоит из белого вещества. Поэтому совершенно невероятно, чтобы эти особенности проведения были обусловлены нейроглией. В самом деле, нет определенных указаний на то, что нейроглия имеет непосредственное отношение к проведению. Что же касается перикариев (тел нервных клеток), то опыты Бете [178] на моторных перикариях ганглия второго усика *Carcinus* и опыты Штейнаха [190] на перикариях спинального ганглия, а также наблюдения Ленгли [220], отметившего слабое действие никотина на спинальном ганглии, хотя и прерывавшего проведение в симпатических ганглиях, показывают более или менее определенно, что перикариям не следует приписывать характерные особенности проведения в рефлекторной дуге. Точно так же опыты Экснера [71] и Мура и Рейнолдса [193], установивших отсутствие задержки в передаче возбуждения в спинальном ганглии, не позволяют лишить перикарии и других особенностей проведения, характерных для рефлекторной дуги, хотя наблюдения Вундта [69] и Гэда и Джозефа [121] привели к иным результатам. Наконец, гистологические исследования Рамон-и-Кахала [128a], Ван-Гехухтена и других указывают, что в разных случаях направление проведения может осуществляться, полностью минуя перикарий, непосредственно от стволика дендрита к аксону.

Что касается отростков нервных клеток (дендриты, аксоны и коллатерали аксонов), которые так существенны в качестве гистологических элементов серого вещества, то они во многих случаях состоят в непрерывной связи с нервными волокнами вне клетки (особенности проведения которых известны у исследованных нервных стволов) и представляют собой первые волокна, хотя меньшего калибра, чем волокна вне клетки. Поэтому едва ли существуют основания предполагать, что проведение по нервным волокнам в сером веществе значительно изменяет свой характер

по сравнению с проведением в другом месте. Это касается различия между проведением в рефлекторной дуге и проведением по нервному стволу.

Решая эти трудные вопросы, следует хорошо помнить, что далеко не самый маловажный факт, на котором основывается клеточная теория, заключается в существовании на границах клеток, составляющих организм «поверхностей разделения», прилегающих друг к другу. В отдельных случаях, когда мы имеем синцитий, такие поверхности наблюдать не удастся, но у большинства клеток организма существование таких поверхностей бесспорно, и они играют важную роль во многих физиологических процессах. Кроме структурных особенностей серого вещества, перечисленных выше, существует еще одна особенность, которая встречается во многих случаях. Серое вещество является местом связи одного нейрона с другим нейроном. Не считая симпатических (автономных) ганглиев, местом связи нейрона с нейроном является только серое вещество. Мы не знаем ни одной рефлекторной дуги, составленной только из одного единственного нейрона. Другими словами, каждая рефлекторная дуга должна содержать в себе связь одного нейрона с другим нейроном. Поэтому следует ожидать, что рефлекторная дуга, согласно клеточной теории, включает в себя не только интрацеллюлярное (внутриклеточное), но и интерцеллюлярное (межклеточное) проведение. Однако в свете современных знаний о строении нервных волокон в стволе нерва проведение, наблюдаемое в нервных стволах, представляет собой полностью и исключительно внутриклеточное проведение. Поэтому возможно, что различие в проведении в рефлекторной дуге и проведении в нервном стволе связано с дополнительным фактором в проведении, а именно с межклеточным проведением. Если какая бы то ни было поверхность раздела между двумя нейронами существует, многое из того, что характерно для проведения, наблюдаемого в рефлекторной дуге, может объясниться более просто. В месте соединения клеток, если там нет подлинного слияния, должна находиться поверхность раздела. Общеизвестно, что в месте соединения эфферентного нейрона и мышечной клетки электрического органа, которые она иннервирует, подлинного слияния обоих клеток не происходит, их разделяет поверхность. Физически поверхность раздела представляет собой мембрану. Если рассматривать приведенный выше ряд особенностей, характерный для проведения в рефлекторной дуге в отличие от проведения в стволе нерва, то следует установить, что подобные же черты, если и не всегда в такой же степени выраженные, характеризуют проведение от эфферентного нервного волокна к эффекторному органу, например в нервно-мышечном препарате, в препарате электрического органа и т. д. Здесь изменения в характере проведения не обусловлены перикариями (телами нервных клеток), ибо таковые отсутствуют. Изменение вполне может быть

относено
существо
клеткой.

Если
если бы
слияния
другой,
жения ф
вать пов
скопичес
клетки с
Такая по
осмотичес
мулирова
двойного
ностное
изменять
или пове
честве ра
электроли
зиями с ра
которого
преимуще
ности, ка
рованного
по нервн
ления про
мембраны,
естественн
через серо
реакции, и
Предст
ческом (Д
чем утрач
Так, повр
своего воз
ной клетки
газа, и ско
Доводом
ляется пре
природе пр
Макдональ
его кратки
независим
его легку
его облегч
ский проц

отнесено за счет поверхности раздела, по общему признанию, существующей между эфферентным нейроном и эффекторной клеткой.

Если бы проводящим элементом нейрона была жидкость и если бы в месте стыка нейрона с другим не имелось подлинного слияния проводящей части одной клетки с проводящей частью другой, т. е. если не существовало бы действительного продолжения физической фазы между ними, то должна была существовать поверхность раздела. Даже если бы отсутствовала микроскопически видимая мембрана, один лишь факт неслияния одной клетки с другой предполагает существование поверхности раздела. Такая поверхность должна ослаблять диффузию, регулировать осмотическое давление и ограничивать движение ионов, аккумулялировать электрические сдвиги, поддерживать существование двойного электрического слоя, изменять свою форму и поверхностное натяжение в зависимости от изменений потенциала, изменять потенциал в зависимости от изменений своей формы или поверхностного натяжения или играть активную роль в качестве разделяющей мембраны между разведенными растворами электролитов различной концентрации или коллоидными суспензиями с различными зарядами. Она была бы механизмом, на основе которого нервное проведение, в особенности если природа его преимущественно физическая, могло бы реализовать свои особенности, какими являются, например, особенности дифференцированного проведения по рефлекторным дугам и проведения по нервным стволам. Например, переход от обратимости направления проведения к необратимости мог бы быть отнесен за счет мембраны, обладающей односторонней проницаемостью. Было бы естественным обнаружить в дуге, всякий раз когда она проходит через серое вещество, включение дополнительных особенностей реакции, характеризующих пороги нейрона (Гольдшейдер [187]).

Представление о нервном импульсе как процессе более физическом (Дюбуа Реймон), чем химическом, скорее приобретает, чем утрачивает, вероятность в свете данных физической химии. Так, повреждения нерва, по-видимому, сравнимы по природе своего возникновения (Макдональд [234]) с током «концентрационной клетки», т. е. с видом энергии, сходным с распространением газа, и скорее с физической, чем с химической, объемной энергией. Доводом против вероятности того, что нервное проведение является преимущественно химическим, а не физическим по своей природе процессом, как на этом с полным основанием настаивает Макдональд, следует признать скорость его распространения, его краткие временные характеристики, его, по-видимому, полную независимость от какого бы то ни было изменения температуры, его легкую возбудимость при механических воздействиях, его облегчение при воздействии холода и т. д. Если это физический процесс, существование в проводнике промежуточной разде-

ляющей поверхности или мембраны должно изменять проведение и это приводило бы именно к тем особенностям, какие мы находим, дифференцируя проведение в рефлекторной дуге и в нервном стволе.

Что касается того, существует или не существует поверхность раздела или мембрана между одним нейроном и другим нейроном, — это вопрос структуры, на который гистология, вероятно, в состоянии дать достоверный ответ. В определенных случаях, в особенности у беспозвоночных, наблюдения Апати, Бете и др. показывают, что между многими нервными клетками в действительности существует настоящая непрерывающаяся связь. Примечательно, что в некоторых из этих случаев не обнаружена необратимость направления проведения, которая характерна для рефлекторных дуг спинальных рефлексов; таким образом, нервная сеть в некоторых случаях, например у медузы, обнаруживает обратимость проведения (Романес, Нагель, Бете и др.). Однако в нейронных цепях позвоночных, обладающих централизованным серым веществом, гистология, как правило, констатирует наличие поверхности раздела между двумя нейронами. Точно так же из явления вторичного уоллеровского перерождения очевидно, что процесс этот строго ограничен в пространстве и не переходит границы между нейронами. Поэтому представляется весьма вероятным, что стык между двумя нейронами рефлекторной дуги, по крайней мере в спинальной дуге позвоночных, включает в себя поверхность раздела между ними, и эта поперечная мембрана, делящая проводник, должна являться существенным элементом межклеточного проведения. Особенности, отличающие проведение в рефлекторной дуге от проведения в нервном стволе, должны поэтому в значительной степени определяться межклеточными барьерами, и среди них прежде всего тонкими поперечными мембранами.

Поэтому, с точки зрения вероятной физиологической значимости подобной организации стыка между двумя нейронами, следует иметь термин для его обозначения. Таковым и стало понятие синапса [170].

Различия проведения в рефлекторной дуге и проведения в нервном стволе настолько велики, что не нуждаются для выявления их характера в более детальных определениях. Однако мы не без пользы для дела проследим эти различия несколько более глубоко. При этом в качестве примеров мы используем рефлексы задней конечности спинальной собаки.

ЛАТЕНТНОЕ ВРЕМЯ РЕФЛЕКСА

Одним из различий между проведением в рефлекторной дуге и проведением в нервном стволе, которое так часто подчеркивалось, является медленность последнего, которая выявляется при

измерении латентного периода между приложением раздражителя и появлением конечного эффекта. В нервных стволах интервал между моментом стимуляции и появлением ответной реакции (электрической) в какой-либо точке на некотором расстоянии от раздражаемой строго пропорционален расстоянию этой точки от места раздражения. В нервном стволе нет измеримой задержки или латентного периода для реакции, появившейся в точке, где возникло возбуждение. Поэтому латентное время ответной реакции нервного ствола является полностью временем распространения возбуждения. Скорость распространения возбуждения в нерве лягушки при 15° составляет приблизительно 3 см сигма (сигма-0.001 сек.).

С этим мы можем сравнить латентный период флексорного рефлекса задней конечности спинальной собаки. Движение, которое совершается при этом рефлексе, есть сгибание в колене, бедре и лодыжке. Оно легко и постоянно вызывается с помощью болевого или электрического раздражения, нанесенного на кожу конечности или приложенного к какому-либо ее афферентному нерву.

Для того чтобы измерить латентный период рефлекса, я пользовался прерывистыми раздражениями постоянной величины, но различной частоты. Принимая, что в нервах теплокровных проведение вполне подобно (Гельмгольц нашел, что оно быстрее) таковому у лягушки и что длина рефлекторной дуги колена собаки составляет две трети метра, а также принимая, что мы должны прибавить 5 сигм на механическое латентное время флексорного сгибания конечности, мы получили бы 27 сигм в качестве латентного периода флексорного рефлекса, полагая при этом, что проведение его происходит точно так же, как оно происходит в стволе нерва. Однако в действительности, в обычных условиях опыта и при умеренных интенсивностях раздражения, латентный период этого рефлекса, как правило, в два раза больше.

Правда, при раздражениях более интенсивных латентный период этого рефлекса значительно короче. В этих условиях период, равный 30 сигмам, считая от начала раздражения и до начала механического ответа, далеко не редкость. Самый короткий период, который я при этом видел, составлял 22 сигмы. Различие между скоростью проведения рефлекса и проведения по нервному стволу в этих случаях невелико. Точно так же Франсуа Франк [111] зарегистрировал латентные периоды рефлекторного движения, которые мало отличались от таковых при простом проведении по стволу нерва.

Так, для рефлекторного сокращения поперечнополосатой икроножной мышцы, вызванного раздражением афферентного корешка первого поясничного нерва, было получено 17 сигм. Эти самые короткие латентные периоды Франк получал, применяя сильные раздражения.

После сказанного, могло бы показаться, что чем интенсивнее раздражение, тем в большей степени проведение по рефлекторной дуге походит в отношении его скорости на проведение по стволу нерва.

Только в условиях слабых раздражений различия в скорости рефлекторного проведения и проведения по нервному стволу становятся более отчетливыми. Латентный период флексорного рефлекса, таким образом, обычно лежит в пределах от 60 до 120 сигм. Мне приходилось видеть латентные периоды до 200 сигм.

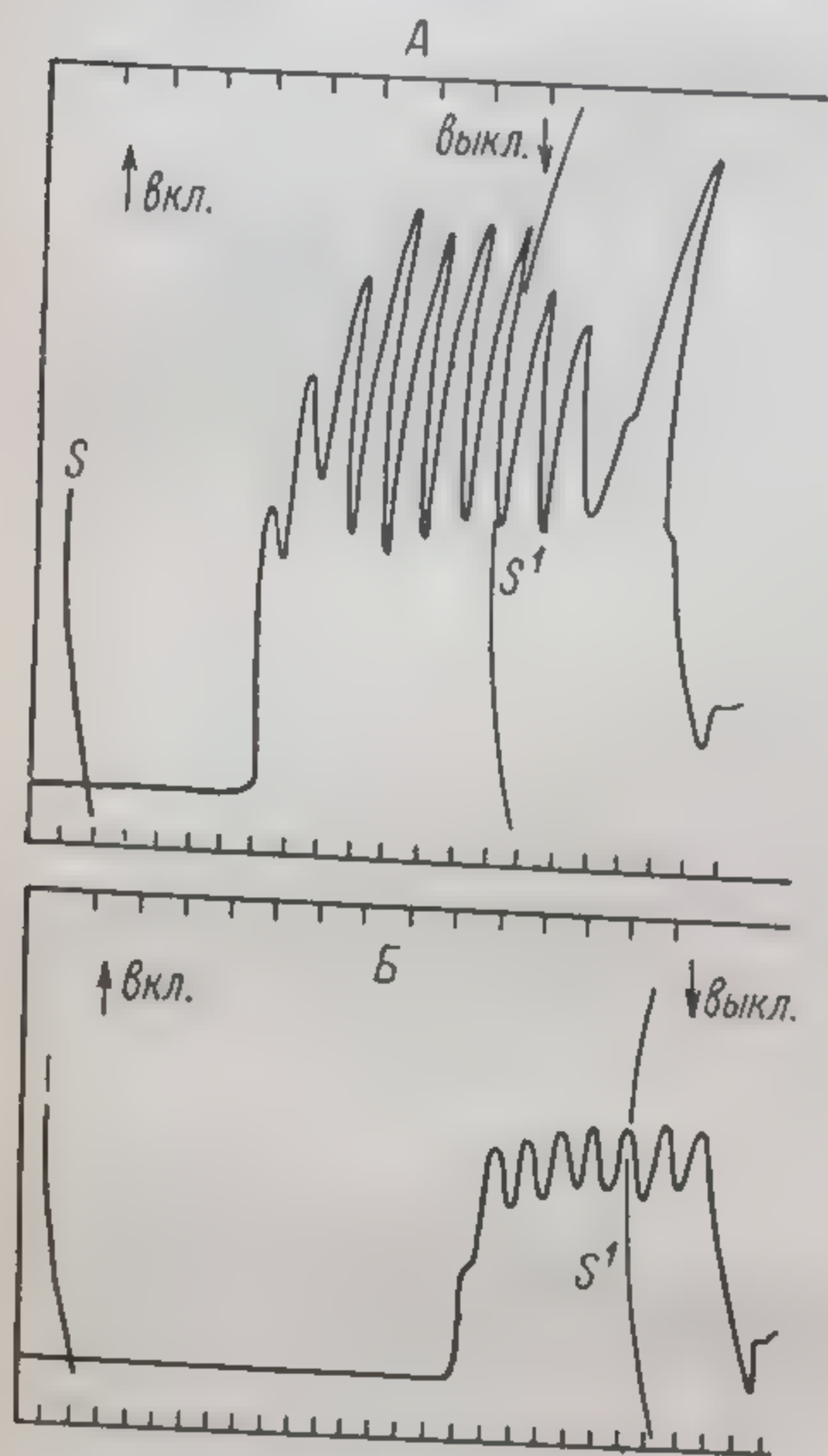


Рис. 2. Чесательный рефлекс. Удлинение латентного периода по мере уменьшения интенсивности раздражения.

Сверху вниз: сигнальная линия, показывающая частоту повторений двойных ударов индуктора, использованных в качестве раздражителя с момента включения (частота на А и на В одна и та же, но интенсивность на В меньше, чем на А); кривая чесательного рефлекса (вертикальная дуги S и S' указывают начало и прекращение раздражения); время, в 0.2 сек. Рефлекторное движение началось после 3 раздражений на А и после 9 раздражений на В. Большая интенсивность раздражений на А видна из большей амплитуды рефлекторного движения и из более длинного последовательного разряда.

Отчетливых данных о том, что скорость распространения возбуждения по нервному стволу значительно меньше при действии слабых раздражителей, чем при действии сильных, нет. Это замедление скорости распространения возбуждения при действии слабых раздражителей (рис. 2) представляется, как мне определенно кажется, более существенным различием между рефлекторным проведением и проведением по нервному стволу, чем просто большее замедление проведения в первом случае по сравнению со вторым. Другим различием между обоими в отношении скорости проведения является то, что в различных церебро-спинальных нервных стволах одних и тех же видов животных скорость проведения практически, по-видимому, одна и та же, но скорость рефлекторного проведения, если судить по измерениям

латентного периода, значительно отличается в рефлексах разных типов даже на одной и той же конечности. Латентный период чесательного рефлекса в среднем намного больше, чем время флексорного рефлекса, разгибательного броска, хотя путь проведения по нервному волокну не длиннее. Латентный период первого рефлекса, по моим данным, укладывался обычно между 140 сигмами для более интенсивных раздражений и 500 сигмами для более слабых, я наблюдал также периоды в 2440 и даже 3540 сигм. И хотя флексорный рефлекс, вызванный слабым раздражителем, может иметь более длинное латентное время, чем чесательный рефлекс, вызванный сильным раздражителем, тем не менее латентное время чесательного рефлекса в среднем (что весьма характерно) больше, чем латентное время флексорного рефлекса. Нет указаний на то, что это можно отнести за счет различия в скорости проведения по нервным стволам обоих рефлексов, ведь эфферентные пути обоих рефлексов одни и те же.

Скорость распространения нервных импульсов по нервному стволу хорошо известна. На основании вполне вероятного допущения, что скорость их распространения по миелинизированным волокнам белых проводников центральной нервной системы приблизительно та же, что и скорость распространения по миелинизированным волокнам нервных стволов, латентный период рефлексорных движений умеренной интенсивности, очевидно, больше, чем он мог бы быть, если бы импульсы распространялись по таким проводникам той же длины, что и рефлексорная дуга. Потеря скорости имеет место всякий раз, когда импульсы проходят по серому веществу. Это особенно хорошо показал Эксер [149]. Задержка проведения в сером веществе, по-видимому, обусловлена более медленным проведением по тонким, ветвящимся и более диффузно проводящим элементам — перикариям, дендритам, ответвлениям и т. д., обнаруженным там. Второй вероятной причиной задержки может быть иной вид передачи, происходящей там, отличный по своей природе от процесса проведения в нервных стволах. Сам по себе нейрон, по-видимому, представляет непрерывное единство, однако эту непрерывность, как сказано выше, невозможно заметить там, где нейрон соединяется с нейроном, — в синапсе. Здесь может иметь место иной вид передачи. Поэтому задержка в сером веществе, по-видимому, обусловлена передачей в синапсе.

Но если задержка происходит в синапсе, сама собой напрашивается мысль, что время, составляющее латентный период, главным образом расходуется на установление активной связи по нервной дуге, после же того, как эта связь установлена, проведение в дуге происходит, может быть, так же быстро, как в проводящем нервном стволе. В этом случае латентное время можно было бы сравнить с временем, затраченным на поворот ключа, замыкающего электрическую цепь, или при переводе железнодорож-

ной стрелки. Когда ключ замкнут или стрелки переведены, передача осуществляется так же быстро, как и в другом месте. Обычно при измерениях времени рефлексов, насколько я понимаю, имеют дело с латентными периодами рефлексов, начинающихся в тот момент, когда раздражение приложено к их афферентному концу. На то, как расходуется латентное время, который свет могут пролить наблюдения над латентным временем усиления эффекта

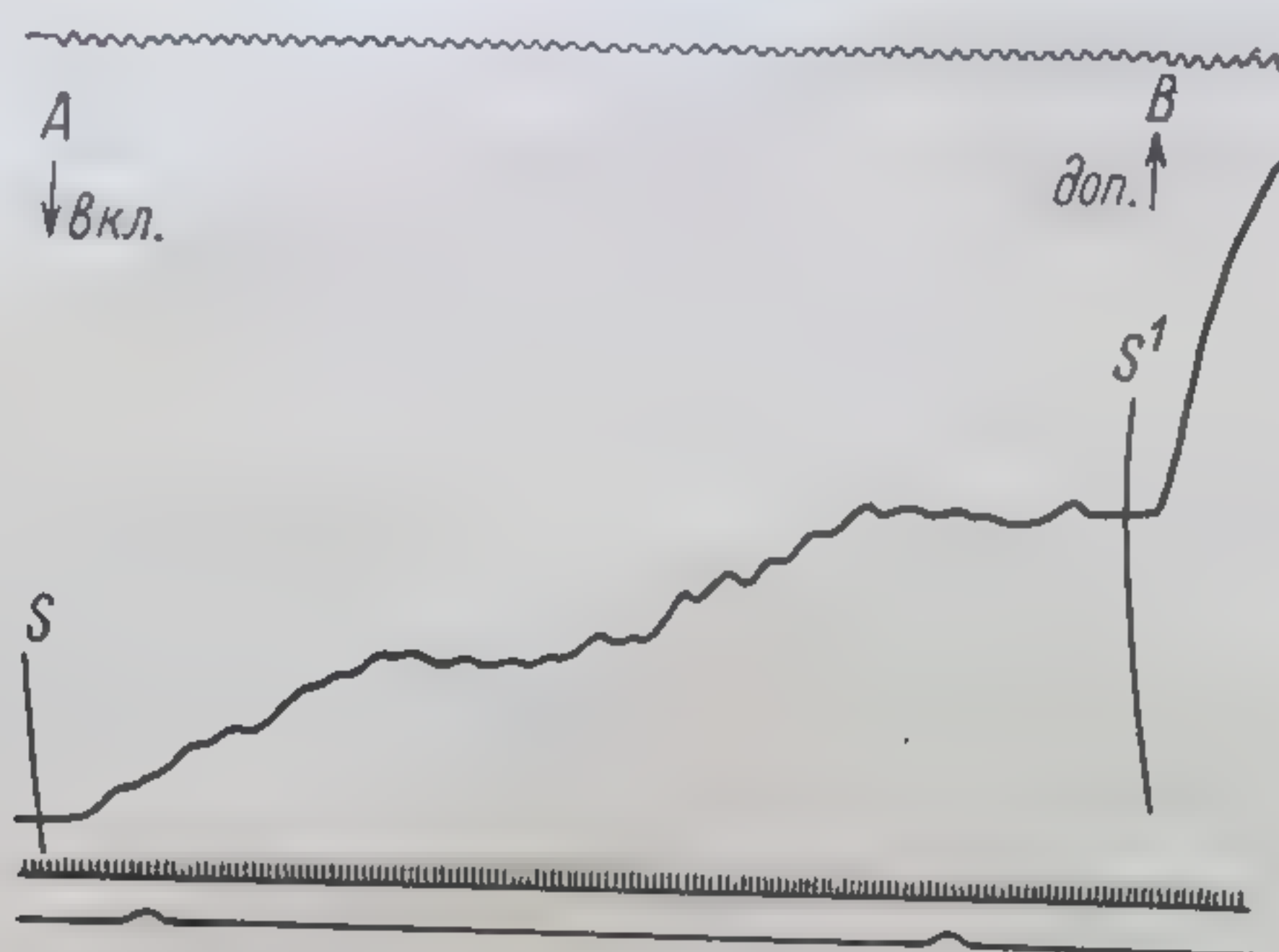


Рис. 3. Флексорный рефлекс. Спинальная собака. Латентный период дополнительного рефлекса по сравнению с таковым начального рефлекса.

Сверху вниз: электромагнитная запись раздражений (униполярная фарадизация короткими разрядами, катод в виде иглы помещен на плантарной поверхности кожи мизинца; слабое раздражение, нанесенное в точке А, продолжается и тогда, когда вызванное рефлекторное движение делается постоянным, далее интенсивность раздражения повышается с помощью закорачивания сопротивления в 5 ом в точке В в первичной цепи); мюграфическая кривая флексорного рефлекса (вертикальный штрих указывает нанесение «начального» раздражения S и «дополнительного» раздражения S'; время, в 0.01 и 1 сек. Латентное время дополнительного рефлекса (после S') отчетливо короче, чем латентное время начального рефлекса.

в дуге, до того уже находившейся в состоянии активности той же направленности, что и активность, интенсивность которой растет.

Для изучения этого флексорный рефлекс вызывался субмаксимальным раздражителем. После появления реакции интенсивность раздражителя внезапно повышалась посредством закорачивания сопротивления, включенного в основную цепь. Раздражитель представлял собой серию коротких ударов тока с определенными промежутками, которые производились с помощью ключа, вращающегося с постоянной скоростью. Электромагнитный отметчик показывал перерывы тока. Он был подключен таким образом, чтобы показывать более интенсивными отклонениями стрелки момент времени, начиная с которого первичный ток увеличивался. Раздражение также начинало увеличиваться. Раз-

дражения наносились игольчатым электродом (катод) на кожу пальца; другой электрод, с большой поверхностью, прибинтовывался к передней конечности, т. е. краниально по отношению к месту перерезки спинного мозга. В этих опытах первый из вызванных рефлексов может быть назван начальным рефлексом.

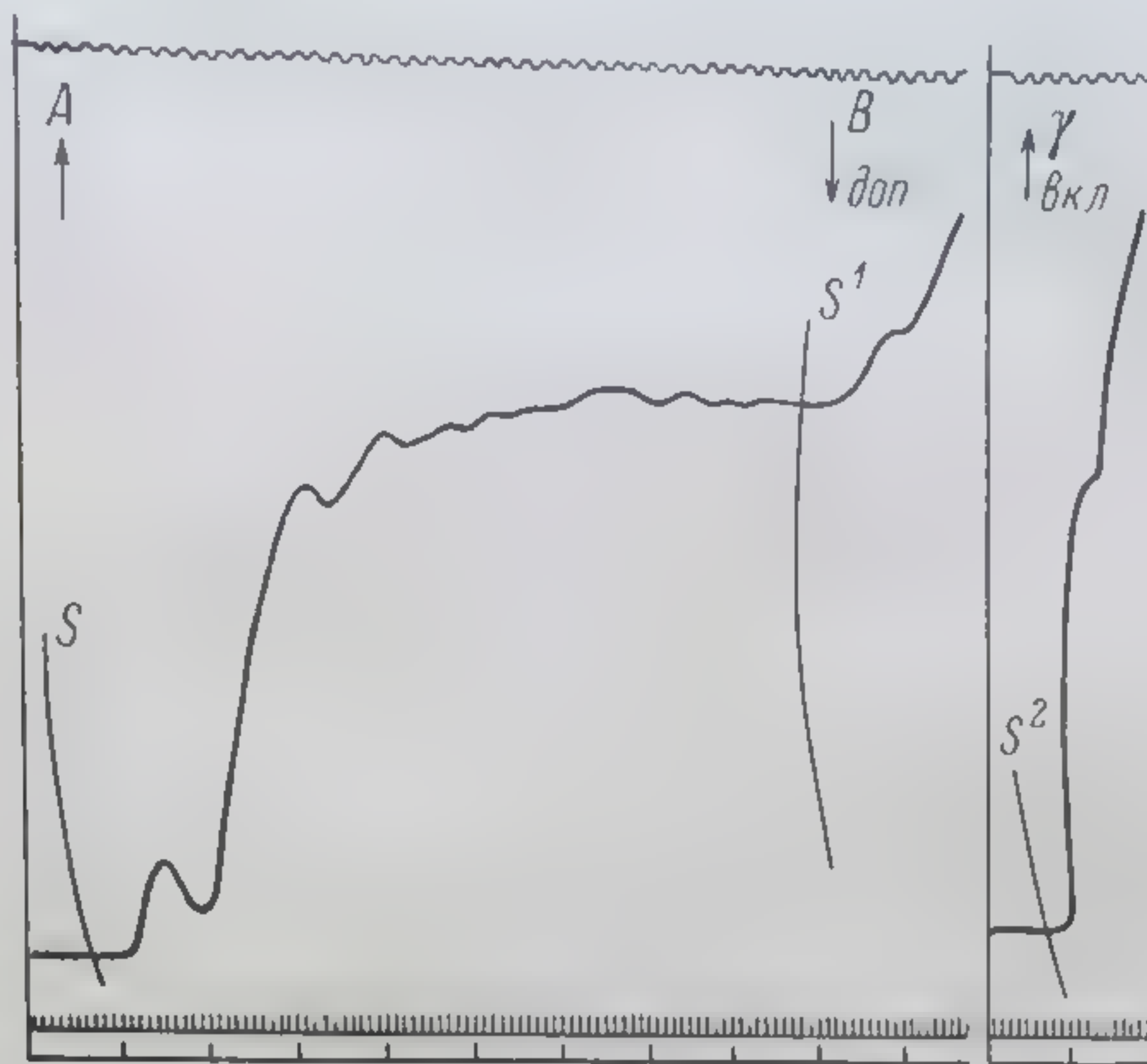


Рис. 4. Флексорный рефлекс. Спинальная собака. Латентный период «дополнительного» рефлекса по сравнению с «начальным» рефлексом.

То же, что и на рис. 3, но с несколько более интенсивным начальным раздражением и рефлексом. *Сверху вниз*: электромагнитная отметка коротких ударов раздражающего униполярного фарадического тока (катод в виде иглы на плантарной поверхности мизинца); A (вкл.) — слабое раздражение наносится и поддерживается; затем, когда вызванное рефлекторное движение делается постоянным, интенсивность раздражителя повышается (B, доп.) с помощью закорачивания сопротивления в 5 см в первичной цепи; в точке γ (вкл.) интенсивность раздражения, повышавшаяся до этого момента, в B (доп.) быстро понижается до исходной величины; миографическая кривая флексорного рефлекса (вертикальная дуга S указывает момент нанесения начального раздражения, S¹ — дополнительного и S² — общего раздражения); время, в 0.01 и 0.1 сек. Различие между латентными периодами начального и дополнительного рефлексов невелико; латентное время «тотального» рефлекса короче, чем латентное время одного начального или одного дополнительного рефлекса.

Его увеличение в ответ на внезапное усиление раздражения можно назвать дополнительным рефлексом. При сравнении латентных периодов начального и дополнительного рефлексов почти всегда обнаруживалось, что латентный период последнего был всегда обнаруживалось, что латентный период последнего был короче, однако различие не было значительным (рис. 3 и 4). Среднее для 30 начальных рефлекторных реакций составило 48 сигм, а для 30 соответствующих дополнительных реакций 38 сигм. Эта разница, по-видимому, слишком невелика, чтобы оправдать предположение, что латентное время начальной реакции главным образом составляет «настройкой» в синапсе, ко-

торый, будучи настроен, проводит в основном точно так же в отношении скорости передачи, что и остальные элементы дуги. Возможно, что дополнительная реакция включает настройку еще и других дополнительных синапсов. Однако такое объяснение предполагает, что не происходит никакого увеличения интенсивности реакции по мере прохождения через уже действующие синапсы, так как латентное время измеряется в самом начале ступенчатого дополнительного подъема кривой.

На этапе дополнительной реакции рефлекс обычно относительно интенсивен. При этом длительность латентного времени *ceteris paribus* обратно пропорциональна интенсивности рефлекса. Если рефлекс, полученный таким образом в две стадии, сравнить с рефлексом, полученным с помощью раздражителя сразу максимальной интенсивности, латентное время этого последнего оказывается короче, чем таковое начальной или дополнительной реакции другого рефлекса (рис. 4). Латентное время при действии одного и того же внешнего раздражителя, таким образом, меньше в условиях, когда *ex hypothesi* образует мост, и затем уже происходит посылка импульсов через этот последний, чем когда импульсы должны только пройти по уже образовавшемуся мосту. Это говорит не только против амёбoidного движения протоплазмы клетки как этапа, который определяет проведение от одной к другой клетке (Демур, Рамон-и-Кахал, Рено, Монти, Дювал, Люгаро), но, по-видимому, также против того, что большая часть латентного периода расходуется в синапсе на процесс, который там мобилизуется для осуществления проведения, т. е. процесс подготовки к передаче, как процесс, отличный от самой передачи. Наоборот, это подтверждает то, что задержка обусловлена именно самим процессом передачи и что поэтому подлинная нервная передача в этих инстанциях, когда раздражения слабы, характеризуется скоростью иного порядка, чем в нервных волокнах. Более короткие латентные периоды, имеющие место в случае более сильных раздражителей, по-видимому, легко объясняются минимальным количеством переданных влияний, которые накапливались в случае интенсивной передачи раньше, чем в условиях менее интенсивной передачи.

Наблюдения показывают, что латентный период имеет отношение к процессу, природа которого одна и та же как в случае, когда рефлекс начинается в еще покоящейся дуге, так и тогда, когда рефлекс увеличивается в дуге, находящейся уже в состоянии субмаксимальной активности, и, возможно, еще и тогда, когда рефлекс поддерживается в дуге на неизменном и постоянном уровне. Это говорит в пользу того, что любой процесс настройки в нервном центре (если она вообще имеет место в отношении времени) значения не имеет. По-видимому, даже когда рефлекторный аппарат находится в покое, он также готов к немедленной передаче импульсов, как и в то время, когда рефлекторная

активность уже осуществляется в направлении распространения новых импульсов. Поэтому можно считать, что в координировании активности дуг, которые имеют общий конечный путь, используют его для различных деятельностей, крайне необходимым является торможение. Если все покоящиеся части свободны для проведения, предупреждение смещения должно зависеть не только от возбужденного пути — единственного открытого для проведения, но и от торможения других путей, которые, если бы они вступили в действие, непоправимо спутали бы окончательный результат событий.

РЕФЛЕКТОРНОЕ ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ

Другим характерным различием между проведением по первому стволу и по рефлекторной дуге является утрата соответствия в последнем случае между моментом прекращения раздражения и моментом прекращения конечного эффекта. В рефлекторной дуге обнаруживается отчетливое последствие; в первом стволе этого не бывает. Тетаническое сокращение мышц, сгибающих колено у собаки, вызванное коротким электрическим раздражением двигательного нерва, обычно прекращается в пределах 150 сигм после прекращения раздражения нерва, если устраняются условия утомления и т. д. Сокращение тех же мышц, если оно вызвано рефлекторным путем с помощью того же короткого раздражения, часто растягивается на 5000 сигм после прекращения раздражения (рис. 5).

Мы должны вычесть из периода последствия период, равный латентному времени. Однако обычно длительность латентного времени по сравнению с последствием флексорного рефлекса, совершенно незначительна. Последствие при сгибательном рефлексе (рис. 6) было в 500 раз продолжительнее, чем латентное время.

Последствие увеличивается по мере увеличения интенсивности раздражителя не только абсолютно, но и относительно всего времени рефлекса, если при этом раздражение не длится долго. На примере флексорного рефлекса видно, что увеличение последствия по мере увеличения интенсивности раздражения более заметно, чем увеличение величины сокращения (рис. 7). При раздражении, длящемся не более 1000 сигм, максимальное увеличение амплитуды рефлексов достигается по мере увеличения раздражения все позже и позже, так что при более слабых раздражениях оно осуществляется в пределах периода возбуждения, а при раздражениях более сильных оно достигается только после того, как действие раздражителя прекратилось. В последнем случае в моих опытах в качестве последствия наблюдался клонус (рис. 5, 6), происходивший со скоростью от 7.5 до 12 в секунду.

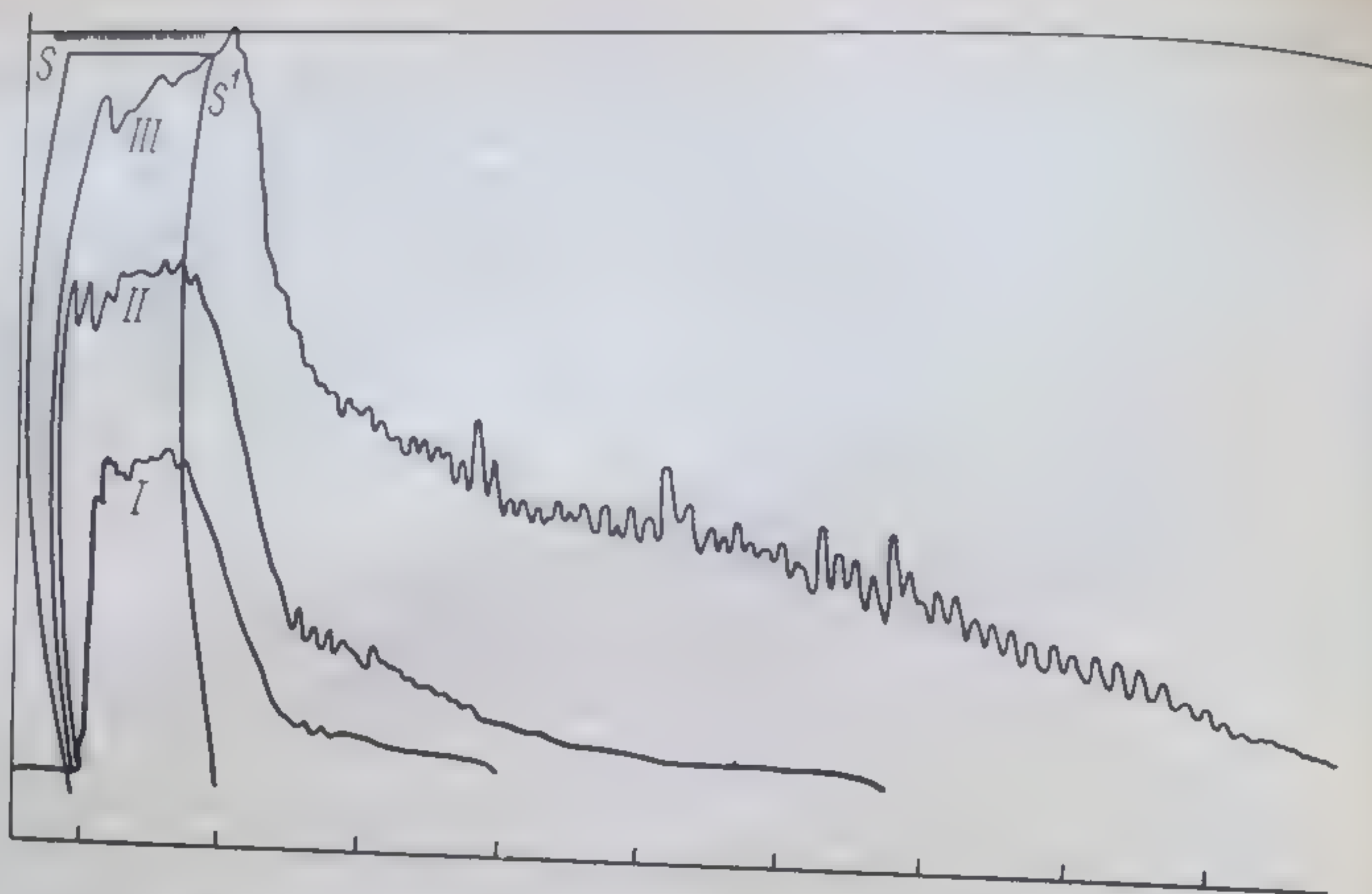


Рис. 5. Флексорный рефлекс. Влияние интенсивности раздражения на величину реакции и последствия.

Сверху вниз: период раздражения (раздражение состояло из 45 коротких ударов тока, посылаемых с частотой 42 в секунду для каждого рефлекса, отмечены перерывы действия электроотметчика первичного тока); миографические кривые I—III (вертикальные дуги на миограммах показывают приложение S и прекращение S' раздражения); время, в 1 сек.

	Интенсивность раздражения	Величина рефлекса	Величина последствия
I	69	110	50
II	110	273	161
III	190	273	626
IV	300	1196	1016

Во время последствия наблюдался клонус. Величина интенсивности раздражителя дана в делениях катушки; величина рефлекса видна из отрезка между миограммой и основной линией. Рефлекс IV на рисунке не показан.

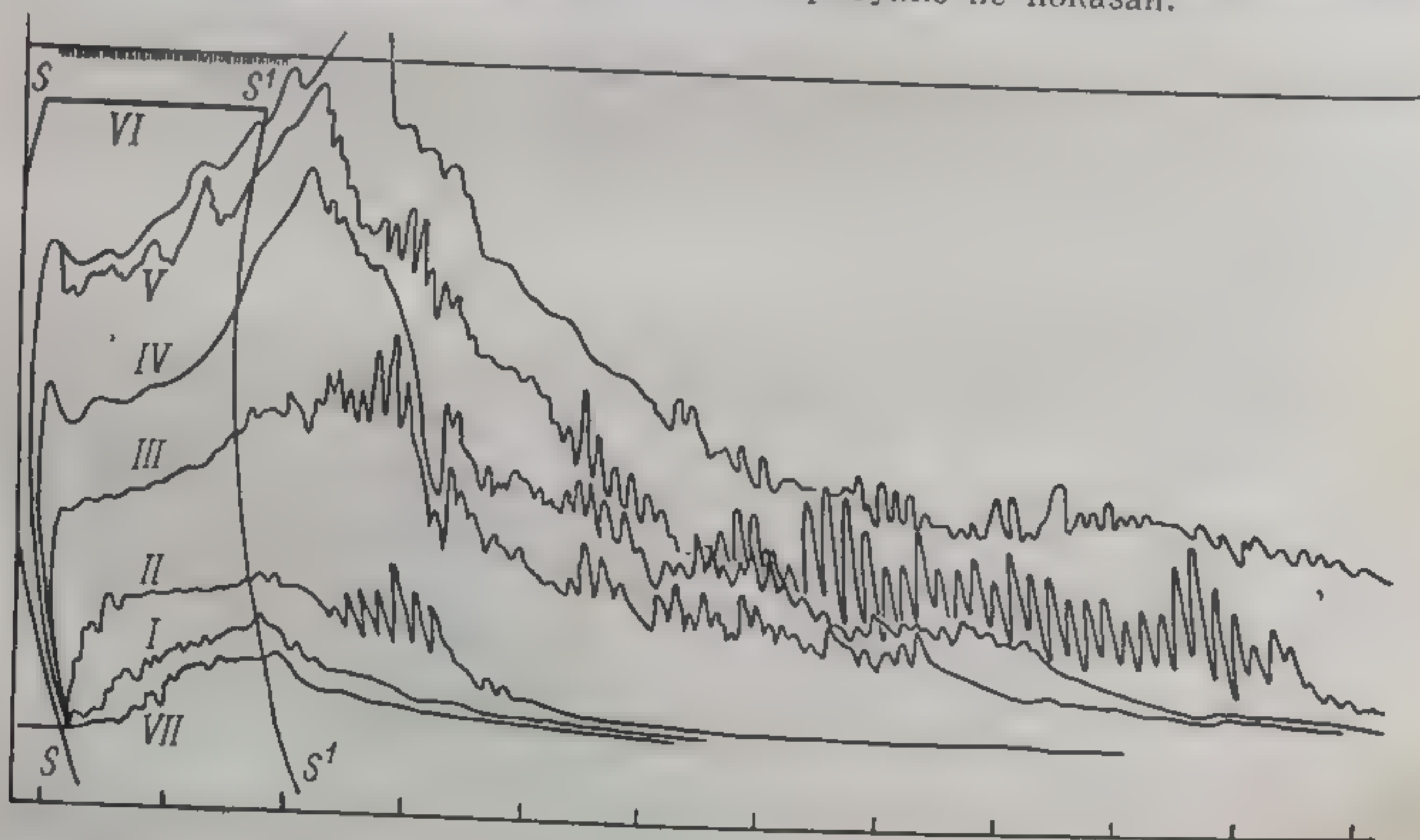


Рис. 6. Флексорный рефлекс. Влияние интенсивности раздражения на величину ответной реакции и последствия.

Сверху вниз: время раздражения (стимуляция каждого рефлекса состоит из 72 коротких ударов с частотой 40 в секунду, прерывания электромагнита первичной цепи отмечены на рисунке); миографические кривые I—VII (вертикальные отметки показывают начало S и окончание S' раздражения); время, в 1 сек.

Колебания того же порядка ясно видны в рефлекторном движении даже в рефлексах слабых интенсивностей.

При кратковременных раздражениях повторными сериями относительно слабых раздражителей небольшой частоты (корт-

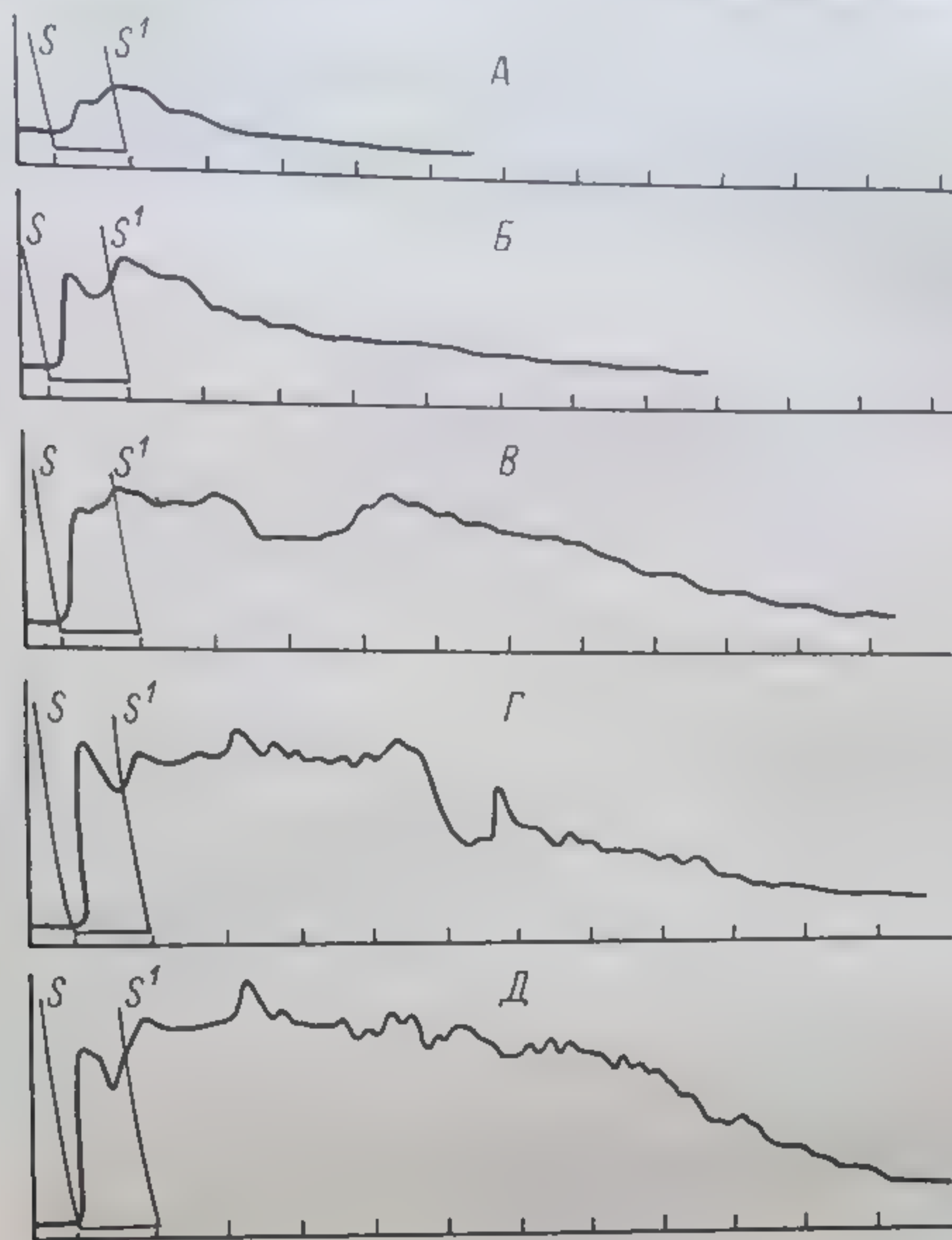


Рис. 7. Флексорный рефлекс. Влияние увеличения интенсивности раздражения на латентный период, величину ответной реакции и последствие.

Вертикальные дуги на микрограммах показывают: S — начало и S^1 — окончание афферентного раздражения; время, в 0.5 сек. Флексорный рефлекс вызван 10 прерывистыми ударами с частотой 20 в секунду, т. е. раздражение продолжалось 0.5 сек. Интенсивность раздражения увеличивалась посредством продвижения вторичной катушки к первичной.

	Раздражитель	Полный рефлекс	Последствие
А	30	12	9
Б	45	52	43
В	65	130	118
Г	85	176	158
Д	100	258	236

Величина раздражения дана в единицах индуктора Кронекера. Общая величина рефлекса измерялась по величине расстояния между микрограммой и основной линией.

кие, прерывистые удары, 20 в секунду), увеличение числа раздражений, без изменения их силы или частоты, иными словами — одно лишь продление раздражения, увеличивает последствие

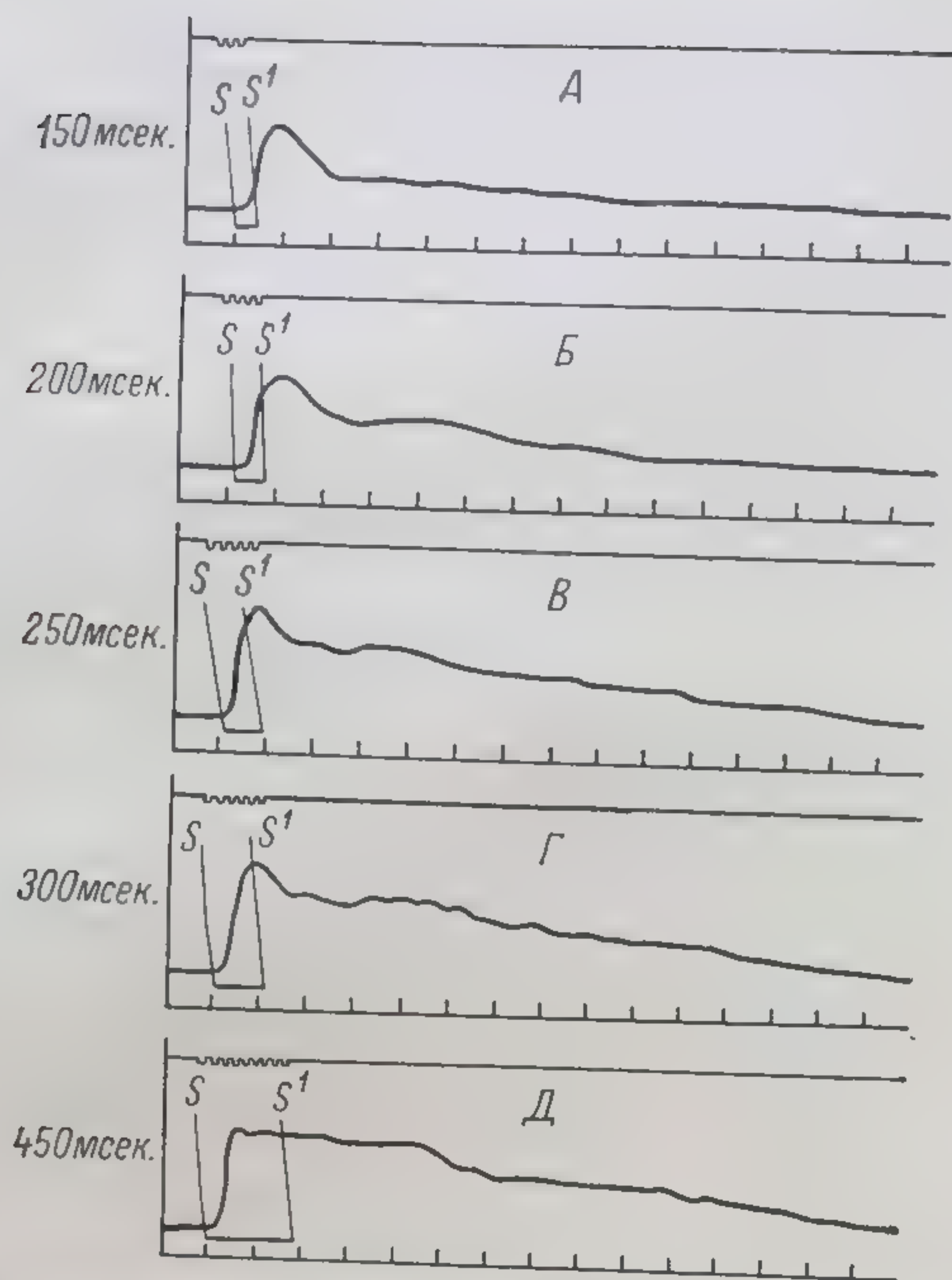


Рис. 8. Флексорный рефлекс. Спинальная собака. Последствия удлинения возбуждающего раздражения.

Сверху вниз на А—Д: электромагнитная отметка количества применяемых раздражений; монографическая кривая (вертикальные дуги показывают начало S и прекращение S' афферентного раздражения); время, в 0.25 сек. Круговой ключ вращался с постоянной скоростью, прерывая первичную цепь индуктора, прерывистые удары тока которого наносились с помощью игольчатого электрода на кожу плантарной поверхности мизинца. С помощью пружинного реотома можно было производить желательное количество прерываний прерывистого раздражения в возбуждающей цепи, если она не была закорочена. А — рефлекс трех таких последовательных раздражений; Б — четырех; В — пяти; Г — шести и Д — девяти раздражений. Видно, что последствие увеличивается вследствие одного удлинения раздражения в указанных пределах. Частота раздражений во всех случаях оставалась 20 в секунду, и интенсивность их была одна и та же для всех этих рефлексов.

	Длительность раздражений, в сигмах	Величина рефлекса	Величина последствия
А	150	20	19
Б	200	37	34
В	250	53	47
Г	300	58	49
Д	450	70	58

(рис. 8). Рефлекс, вызванный девятью раздражениями, имеет последствие в три раза больше, чем рефлекс, вызванный тремя такими же раздражениями. Максимальная амплитуда в этом случае не может практически оставаться той же, в последнем случае раздражения только продлили максимум, не увеличивая его.

Точно так же в случае чесательного рефлекса интенсивность увеличивает последствие (рис. 9). Последствие в этом случае — процесс ритмичный; это — клонус, как и остальная часть рефлекса, с легким увеличением длительности и последователь-

Рис. 9. Чесательный рефлекс. Зависимость ответной реакции от силы раздражителя.



ностью терминальных сокращений, характерных для данного рефлекса. Последствие чесательного рефлекса обычно не настолько продолжительно, как при флексорном рефлексе, вызванном раздражителем той же длительности и интенсивности (рис. 10). Оно состоит обычно из шести-девяти сокращений.

У спинальной собаки имеется рефлекс с задней конечности, когда движение разгибания в колене, стопе и бедре может быть вызвано раздражением кожи контралатеральной задней конечности — перекрестный разгибательный рефлекс. Если этот рефлекс вызывается раздражением, превышающим определенную величину, его последствие становится особенно показательным как в отношении величины сокращения, так и в отношении его длительности. Последствие в этом случае может быть более интенсивным, чем какая-либо другая составляющая рефлекса, и может длиться, постепенно снижаясь, 10 или 15 сек. (рис. 27). Вундт [69] и Бидерманн [204] отметили, что в охлажденной лягушке продолжительность рефлекторного последствия увеличивалась.

Нет более характерного признака проведения по рефлекторной дуге, который позволил бы отличить механизм этого проведения по нервному тракту или стволу, чем длительное последствие. Ряше [98] применил к этому явлению старую поговорку, парадоксально изменив ее: «Sublata causa, non tollitur effectus». Однако последствие может быть резко пресечено торможением; оно, по-видимому, иногда проявляется вновь после того, как торможение окончилось.

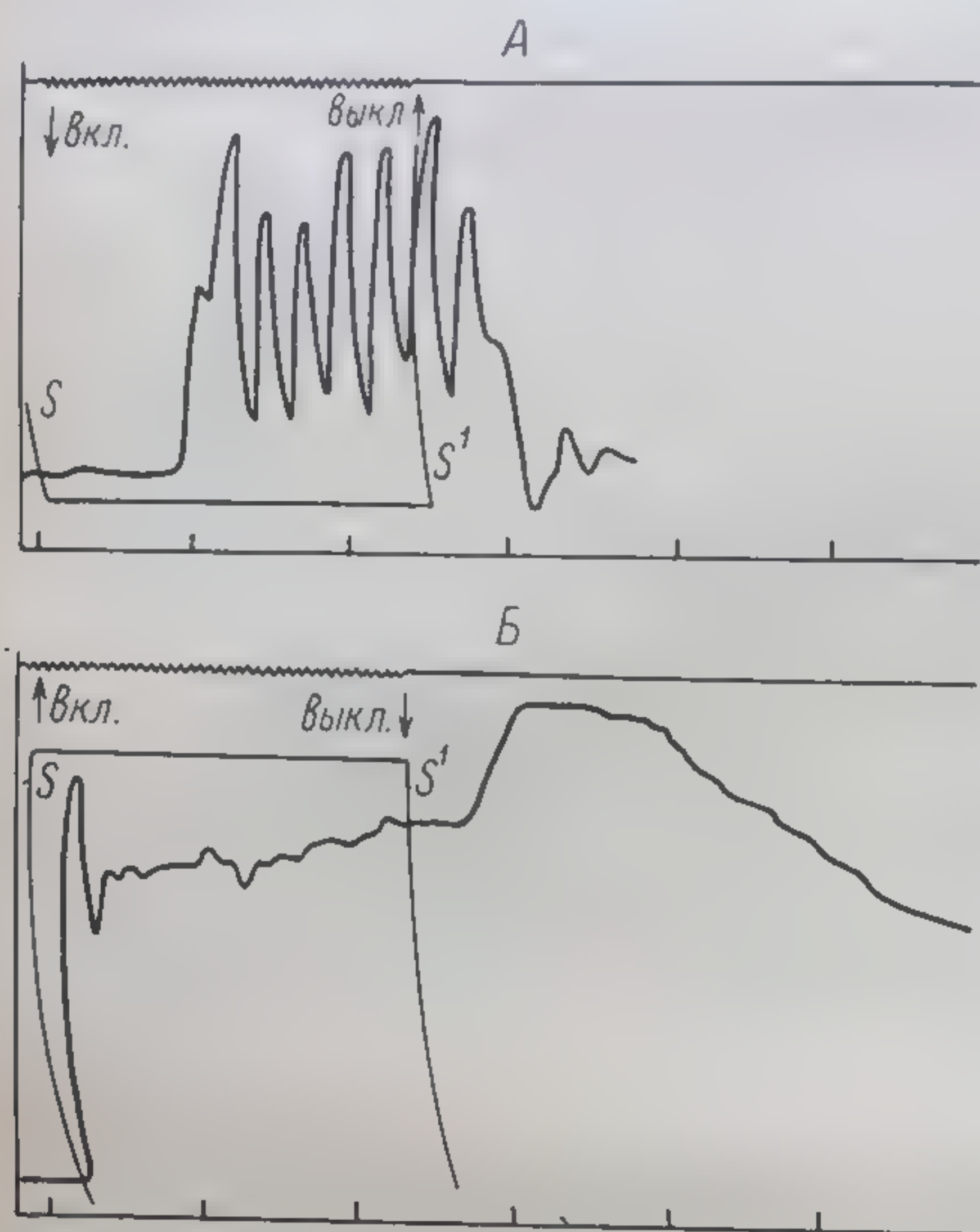


Рис. 10. Сравнение чесательного и флексорного рефлексов, вызванных одинаковыми раздражениями у одного и того же животного один вскоре после другого.

А — чесательный рефлекс; Б — флексорный. Сверху вниз на А и Б: время раздражения (электромагнитный отметчик первичной цепи записывает прерывания раздражений); миографическая кривая (вертикальные штрихи показывают начало S и окончание S' раздражения, что обозначено также стрелками); время, в 1 сек. Раздражением была униполярная фарадизация 45 прерывистыми ударами; активным электродом был катод, наложенный на кожу плеча (А) и на четвертый палец ноги (Б); индифферентный электрод — на передней стопе. Частота тока 18 в секунду. Последствие в случае чесательного рефлекса длилось всего 1 сек., а при сгибании около 8 сек.

Значительное латентное время и выраженное последствие при рефлекторном проведении рефлекса легко объясняют явление, часто встречающееся при изучении рефлексов, вызванных кратковременными раздражениями, в особенности если они при этом слабые. Раздражение, хотя и длящееся порядочное количество сигм, оканчивается и проходит раньше, чем появляется рефлекторный ответ (рис. 9). Этот ответ, когда он появляется, может тем не менее растянуться на 1000 и более сигм. Ничего сколько-нибудь похожего нельзя наблюдать при проведении по нервным стволам.

Последствие рефлекса можно рассматривать как явление, аналогичное положительному последовательному зрительному образу после зрительного раздражения. Напрашивается аналогия между спинномозговыми и зрительными явлениями.

Проведение по рефлекторным дугам в противоположность таковому по нервным стволам отличается особенностями, которые, фигурально выражаясь, могут быть описаны как инерция и момент, и напоминает положение дела, когда определенная масса должна быть выделена из состояния покоя. При этом движущая сила должна быть приложена на пути по строго ограниченному пространству (в случае проведения по нервному стволу) и по относительно растяжимому пути (в случае проведения по рефлекторным дугам).

Однако существуют другие различия между двумя формами проведения, которые в значительной степени перекрывают это простое сравнение. В следующей лекции нам предстоит перейти к ним.

Лекция 2

КООРДИНАЦИЯ В ПРОСТОМ РЕФЛЕКСЕ

(продолжение)

Краткое содержание. Рефлекторные дуги обнаруживают высокую степень суммации возбуждений. Необратимость направления проведения в рефлекторных дугах. Обратимость направления проведения в некоторых нервных сетях, например у медузы. Независимость между ритмом рефлекторного разряда и ритмом внешнего раздражения, вызвавшего этот разряд. Рефрактерная фаза рефлексов; мигательный рефлекс; чесательный рефлекс. Нейронное строение рефлекторной дуги чесательного рефлекса. Длинные нисходящие проприоспинальные тракты, установленные методом «последовательной дегенерации». Общий конечный путь и афферентная дуга. Интраспинальная локализация рефлекторной фазы чесательного рефлекса. Значение рефрактерной фазы в координации плавания у медузы. Ее значение в координации чесательного рефлекса. Значение интраспинальной локализации рефрактерной фазы чесательного рефлекса. Другие локализации «центральной» рефрактерной фазы.

СУММАЦИЯ

Суммация подпороговых раздражений, в результате которой при повторении они становятся эффективными для проведения по нервному стволу, практически не встречается. Однако она является весьма характерной особенностью проведения в рефлекторной дуге (Сеченов [31], Штирлинг [57]). В равной степени она не характерна для мышц, сокращение которых может служить показателем рефлекторного ответа, поскольку суммация в такой степени выраженности не известна для скелетной мышцы позвоночных, хотя и обнаружена Рише [98] на запирающей мышце речного рака.

Мы видим весьма яркие примеры суммации подпороговых раздражений, изучая чесательные рефлексы. Трудность получения рефлекса при помощи одиночного удара индукционного тока хорошо известна. По моим данным, чесательный рефлекс не может быть вызван одиночным или даже двойным ударом тока, если только эти раздражения в качестве физиологических стимулов не являются весьма сильными и даются во времени не ближе 600 сигм один от другого. Хотя максимальный по силе одиночный удар индукционного тока представляет сам по себе подпороговый раздражитель, суммирующая способность данного рефлекторного механизма значительна. Очень слабые удары,

следующие один за другим на протяжении известного времени — времени суммации, суммируются в качестве раздражителей и вызывают рефлекс. Таким образом, длинные серии подпороговых раздражений непременно вызывают рефлекс. У меня есть записи, когда рефлекс появился только после сорокового сдвоенного удара тока, причем эти удары следовали один за другим при частоте 11.3 в секунду, и рефлекс появился только после сорок четвертого удара, при частоте 18 в секунду. Одномоментное раздражение, т. е. удар прерывистого тока обычной физиологической интенсивности, нанесенный с помощью активного электрода (игольчатого) на участок кожи в области рецепторного поля этого рефлекса, вызывает в нервной дуге изменения, которые, как только что сказано, хотя и не в состоянии сами по себе привести к рефлекторному движению, проявляют свое облегчающее влияние (Bahnung) на последующее раздражение, приложенное даже через 1400 сигм. Поэтому длительность изменений возбудимости, вызванных одномоментным раздражением в дуге этого рефлекса (чесательный рефлекс позвоночного животного), почти так же велика, как длительность, отмеченная Штирлингом для лягушки, составляя 1500 сигм.

Если использовать раздражения одной и той же частоты, латентный период чесательного рефлекса оказывается короче, по мере того как интенсивность отдельного раздражителя растет. Штирлинг [57] установил зависимость длины латентного периода от величины спинальной суммации последовательных возбуждений. В согласии с этим в чесательном рефлексе, если раздражители следуют медленно, рефлекс *ceteris paribus* продлевается. Одиночное короткое механическое раздражение кожи (потирание, укол или потягивание за волосы) обычно оканчивается чесательным рефлексом, хотя рефлекс, вызванный таким способом, непродолжителен. Однако в этом случае ничто не говорит о том, что эти раздражения, хотя и кратковременные, в действительности являются простыми, а не множественными. Поэтому очевидное несходство между проведением по нервному стволу и проведением по рефлекторной дуге состоит в том, что при проведении по рефлекторной дуге прохождению одиночного нервного импульса оказывается значительное сопротивление, но это сопротивление легко преодолевается последовательностью импульсов. Иными словами, подпороговые раздражения суммируются.

Отсюда следует почти как вывод, что пороговая возбудимость рефлекторного механизма оказывается, по-видимому, более вариабильной, чем возбудимость нервного ствола, если пороговую возбудимость измерять в величинах интенсивности стимула. Эта величина будет более изменчивой тогда, когда речь идет о рефлекторном механизме, так как в этом случае длительность раздражения является фактором значительно более существен-

ным, чем в случае нервного ствола. В чесательном рефлексе одиночный раздражитель, интенсивность которого много ниже пороговой, оказывается эффективным и вызывающим рефлекс при сороковом его повторении и примерно через 4 сек. после его первого применения.

ОДНОСТОРОННОСТЬ НАПРАВЛЕНИЯ ПРОВЕДЕНИЯ

Другим существенным отличием проведения в рефлекторной дуге и проведением в нервном стволе является односторонность направления проведения в первом случае и двусторонность его во втором. Двойкий характер проведения твердо установлен как для афферентных, так и для эфферентных нервных стволов. Это было доказано Дюбуа-Реймоном для корешков спинальных нервов, Куне для периферических нервов, Бабухиным [73] для одиночного электрического волокна *Malapterurus*, Лэнгли и Андерсоном [150] для симпатических нервных проводников и мною для некоторых волокон нервных пучков спинного мозга. Во всех этих случаях нервные волокна, возбуждаемые на каком-либо участке своего следования, проводят нервные импульсы как в восходящем, так и в нисходящем направлениях от точки раздражения. Поэтому можно считать, что вещество этих проводников обладает проводимостью во всех направлениях.

Из закона Белла—Мажанди для корешков спинальных нервов мы знаем, что рефлекторные дуги проводят только в одном направлении. Раздражения центрального конца двигательного нерва остаются без видимого эффекта. Белл [10], Мажанди [11] и их последователи установили, что раздражение спинального конца перерезанного двигательного корешка не вызывает и следа рефлекторного движения или ощущения. Очевидно, центральный стык между афферентным и эфферентным каналами отличается тем, что, делая возможным проведение от афферентов к эфферентам, он не допускает проведения от эфферентов к афферентам. Дорожка проходима только в одном направлении. Это — особый случай, который служит первым обоснованием закона, что проведение в нервной системе осуществляется лишь в одном направлении закона «одностороннего проведения» (Джеймс [82]). Когда было установлено свойство двойкого проведения в нервных волокнах, закон Белла—Мажанди для спинальных корешков сделался еще более поучительным. Гэд [102] доказывал, что дендриты двигательной клетки способны к проведению только в одном направлении, а именно в направлении к аксону, а не от него. Однако возможно, что ирреципрокность проведения обуславливается синапсом. Объяснение клапанного характера рефлекторного пути может заключаться в синаптической мембране, более проницаемой в одном направлении, чем в другом. Иными словами,

хотя интранейронное проведение по своему направлению двусторонне, интернейронное проведение может быть односторонним.

Клеточные цепи поляризованного проведения образуют ось спинальной системы высших животных. Однако весьма вероятно, что не все многоклеточные нервные цепочки обладают только односторонним проведением. Нервная сеть медузы представляет собой многоклеточный проводник, обнаруживающий двоякое направление проведения. У медузы перемещение тела осуществляется посредством сокращения слоя мышц плавательного колокола. Когда плавательный колокол, напоминающий перевернутую чашку, сокращается, его емкость становится меньше, и некоторое количество воды, вмещавшееся в нем, выталкивается через открытый конец, при этом животное продвигается в обратном направлении вследствие отдачи. Подобный же механизм имеет место в деятельности сердца, но сердце проталкивает себя, по отношению к своему содержимому. Сокращения как там, так и здесь наступают ритмично, хотя у медузы в противоположность сердцу наблюдаются периоды длительной диастолической бездеятельности. В течение такого периода соответствующий стимул вновь приводит в действие плавательный колокол. Сократительный акт начинается из точки, куда приложено раздражение, и оттуда затем возбуждение распространяется на весь мышечный слой [72]. Оно распространяется достаточно быстро, для того чтобы сокращение не достигло максимума в начальной точке раньше, чем возбуждение распространится по остальной части тела. Таким образом, сократительный толчок не только нарастает во всех частях тела в одно и то же время, но находится везде практически в одной и той же фазе своего развития и точно так же во всем теле прекращается одновременно [72].

Расположение нервной системы медузы, например *Rhizostoma* (по Бете), показано на рис. 11. Нервная клетка имеет с одной стороны волокнообразные отростки, которые протягиваются к поверхности нижнего паруса, а с другой стороны другие волокна, которые простираются вниз, к слою сократительных клеток на нижней стороне колокола. Каждая нервная клетка имеет также длинные боковые волокна, контактирующие с такими же волокнами других нервных клеток. Посредством этих боковых связей нервные клетки образуют сеть проводников, распространяющихся в горизонтальном направлении по всему колоколу в прослойке между воспринимающим и сократительным слоями. Из нервной оси по всему ее протяжению проходят нервные волокна к прилегающей мышце. Последняя также получает во многих точках своего протяжения нервные волокна от специальных рецепторных полей поверхности тела.

Циркулярно расположенный слой мышц не образует непрерывного слоя по направлению к центру диска; внутри этого слоя

имеются широкие радиальные щели. Через эти щели осуществляется проведение, хотя под микроскопом в них не обнаруживается мышечной ткани, но видна нервная сеть, распространяющаяся через них [263]. Наличие нервной сети объясняет возможность проведения через эти щели. Это дало основание Бете считать, что распространение сокращения по мышечному слою

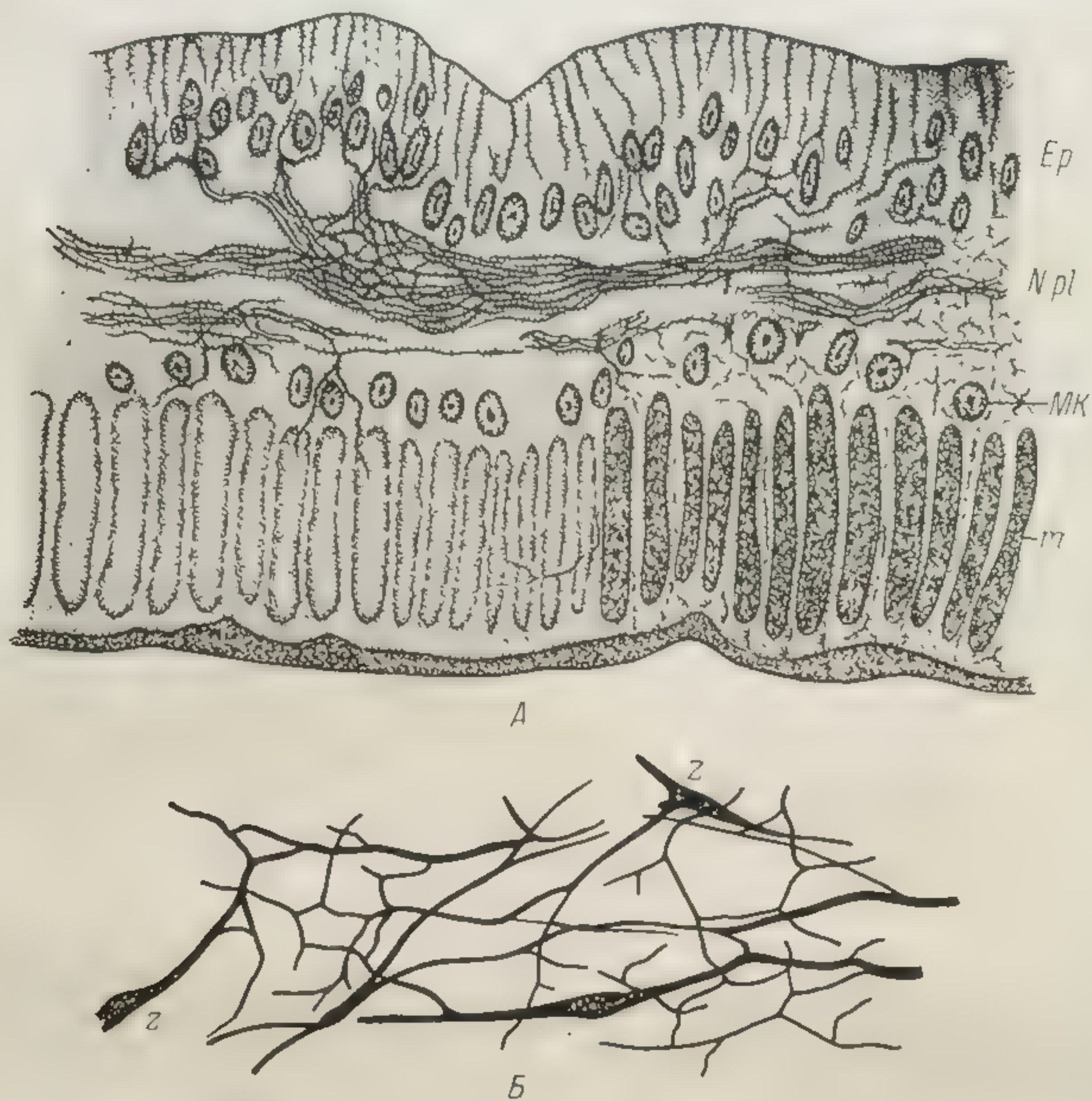


Рис. 11. Нервная сеть (по Бете [185]).

А — радиальный разрез через мышечный слой нижнего паруса (Ep — эпителий, *m* — мышечные волокна на поперечных срезах, МК — их ядра; N. pl — нервное сплетение с волокнами, входящими в эпителий и направляющимися к мышцам); Б — нервное сплетение с разбросанными клетками, горизонтальный срез. Увеличение — 1200 (А) и 200 (Б).

у *Rhizostoma* не говорит о проведении сокращения от одной мышечной клетки к другой, но представляет собой распространение нервного акта по нервной сети. По мере своего распространения по нервной сети нервный разряд устремляется по нервным волокнам, достигая оттуда нижележащего мышечного слоя. Пока нервная сеть интактна, где бы ни находилась раздражаемая точка, последующее сокращение оказывается всегда сокращением всего колокола, т. е. нервные импульсы, возникающие в одной точке воспринимающей поверхности, вступая в нервную сеть,

распространяются по ней во всех направлениях. Если колоколо-
подобный диск разрезать по спирали на длинную полоску, то
к какому бы концу ни приложить раздражение, проведение рас-
пространяется от этого конца к другому, по всей полоске (Рома-
нук [72]). Следовательно, нервная сеть проводит нервные им-
пульсы в обоих направлениях по всей своей длине. Значит, она
не является поляризованным проводником, проводящим только
в одном направлении. Многонейронная цепочка высших живот-
ных, таких как *Arthropoda* и *Vertebrata*, in toto представляет
собой поляризованный проводник, проводящий только в одном
направлении, хотя проведение в каждой нервной клетке дву-
стороннее — по крайней мере в той ее части, которая составляет
нервное волокно. В таких нейронных цепях отдельные нервные
клетки морфологически характеризуются двумя типами отрост-
ков — дендритами и аксонами, которые микроскопически раз-
личаются друг от друга. Так как во многих хорошо известных
случаях дендриты проводят импульсы от своих свободных окон-
чаний, тогда как аксон проводит по направлению к своему сво-
бодному концу, уже при простом рассматривании нервных клеток
под микроскопом возможно по аналогии заключить о нормальном
направлении проведения по нервной клетке. Однако в нервных
клетках, образующих нервную сеть медузы, такой отчетливой
дифференциации ответвлений на два типа, по-видимому, не су-
ществует. Отростки этих клеток не могут быть разделены на
дендриты и аксоны.

Более того, микроскопическое изучение нервной сети медузы
обнаруживает другое различие между этой сетью и нервными
цепочками высших животных. У них не обнаруживается непре-
рывности в нейрофибриллах нервной цепочки. Хотя контакт
может быть тесным, гомогенной непрерывности вещества не наблю-
дается. Одна нервная клетка соединяется с другой посредством
синапса. В нервной же сети медузы нейрофибриллы проходят,
согласно Бете, не прерываясь от одной клетки к другой. Даже
если мы допустим, что нейрофибриллы в какой-то мере пред-
ставляют собой артефакт, наличие непрерывного их следования
в нервных цепочках одного типа и прерывистого их распростра-
нения в нервных цепочках другого типа остается существен-
ным фактором в дифференцировании процессов проведения от
клетки к клетке цепочек обоих типов. Нервная сеть медузы
представляется непрерывным сетевидным континуумом от одного
конца до другого. Каждая его клетка соединяется с соседними
так, как это происходит в узле в миелинизированных нервных
волокнах, где осевой цилиндр каждого сегмента соединяется
со следующим. Двусторонность проведения может быть отнесена
за счет этой видимой непрерывности структуры; односторон-
ность — за счет ее отсутствия. Это указывает на то, что отсут-
ствие двусторонности проведения обусловлено синапсом. Если

синаптическая мембрана (лекция I, стр. 41) проницаема для некоторых ионов только в одном направлении, это могло бы объяснить одностороннее проведение. Поляризованное проведение в нервных дугах можно было бы сопоставить с односторонней проницаемостью кишечной стенки, например к NaCl (Конгейм)

РИТМ ОТВЕТНОЙ РЕАКЦИИ

Одним из различий между проведением по нерву и проведением по рефлекторной дуге является меньшее соответствие в последнем случае между ритмом раздражения и ритмом конечного эффекта. Количество отдельных состояний возбуждения (импульсов), порождаемых в нервном стволе последовательностью повторяющихся раздражений, строго соответствует числу и ритму этих последних. Следуют ли раздражения один за другим один раз в секунду или 500 раз, ответные реакции нерва воспроизводят ритм раздражения в обоих случаях.

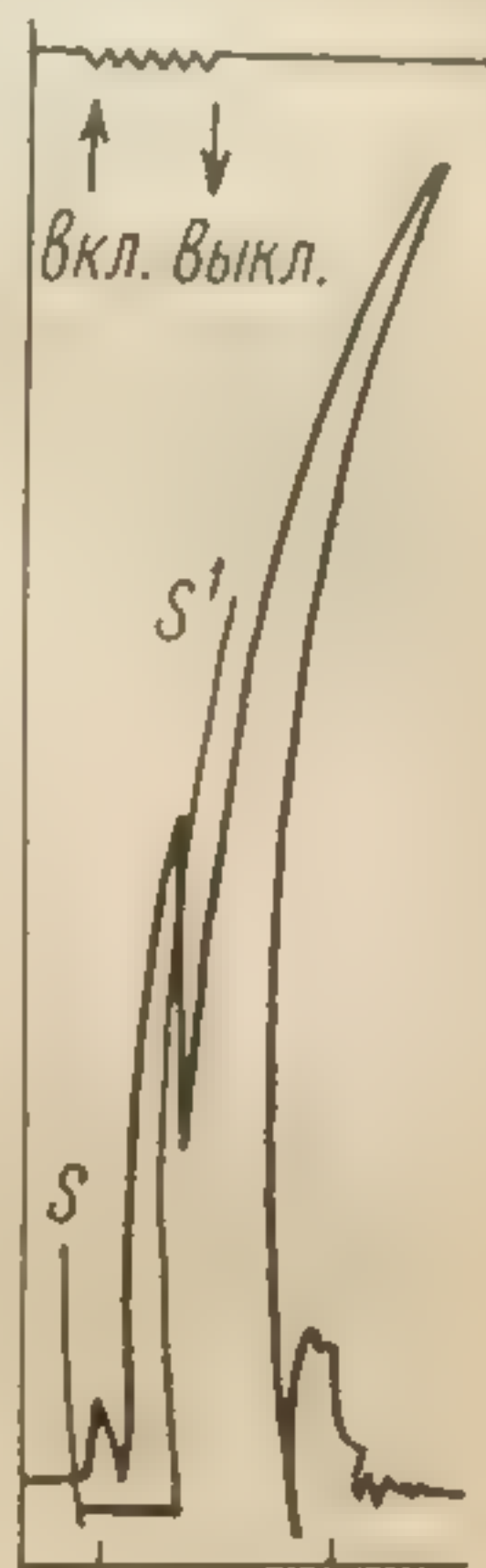
Используя сокращение скелетной мышцы в качестве показателя ответной реакции, регистрация соответствия ритмов при частоте большей, чем 30 в секунду, становится затруднительной, так как механические эффекты при частотах, превышающих указанную, имеют тенденцию сливаться. Электрические ответные реакции мышцы при больших частотах можно без труда наблюдать на изолированном препарате: их ритм, как установлено, соответствует ритму раздражения. Так, при частоте стимуляции 80 в секунду их ответные реакции наступают также 80 раз в секунду. Если кривую сокращения принять в качестве показателя ответной мышечной реакции, то ее высота находится *pari passu* с частотой стимуляции нерва в еще большей степени.

Дело обстоит совершенно иначе в рефлекторных дугах. Шефер [206] отметил волнообразные колебания частоты 10—12 в секунду на миограммах спинальных рефлексов, вызванных возбуждением эфферентных нервов фарадическим током частотой, намного превышающей 10—12 в секунду. В этом случае нам приходится принять, что в самом эфферентном нерве нет рефрактерного периода, достаточно длительного, для того чтобы обусловить появление ритма ответной реакции 10 в секунду. По-видимому, рефрактерный период при проведении по нервному стволу не длится более 1 сигмы. Ритм разряда моторной клетки, поскольку отмеченные волнообразные колебания указывают на ритмичную ответную реакцию, полностью отличен от ритма движения, вызванного с афферентной клетки приложенным к ней раздражением. В рефлекторном центре ритм трансформировался от одной частоты к другой. Шефер относит это изменение за счет синапса.

Как отмечено выше, волнообразные колебания при частотах, варьирующих от 7.6 до 12 в секунду, наблюдаются во флексорном рефлексе как в период последствий, так и во время возбужде-

Поэтому в подобных случаях ритм конечного эффекта указывает, что в передаче по рефлекторной дуге импульсов, возникших на рецепторном конце дуги, эти импульсы фактически

Сверху вниз: период раздражения с 6 прерываниями цепи первичной катушки (начало и окончание стимуляции указано стрелками); миографическая запись (вертикальные штрихи показывают начало S и окончание S^1 раздражения); время, в 1 сек.



РЕФРАКТЕРНАЯ ФАЗА

65

Рефлекторный разряд представляется ритмическим процессом даже при непрерывной стимуляции. Однако наблюдений в этом направлении немного. Наличие ритма в разряде нервной клетки, по-видимому, говорит о существовании рефрактерной фазы в реакции этих клеток. Рефрактерная фаза впервые привлекла внимание Кронекера и Штирлинга [55], в 1874 г. изучавших сердце, и была истолкована ими как факт, имеющий решающее значение в объяснении сердечного ритма. В 1876 г. Марей [67] столкнулся с тем же явлением и дал ему название, под которым оно известно нам в настоящее время. Годом позже в капитальной работе Романес показал наличие того же явления у медузы. Мнение, будто рефрактерная фаза является существенной характеристикой рефлекторных реакций, долго не находило себе поддержки, во-первых, вследствие незначительной длительности фазы проведения по нервному стволу и, во-вторых, из-за взгляда на сокращение сердца как явление многогенной природы. Однако в 1899 г. Цваардемакер и Ланс [198] показали наличие рефрактерной фазы в мигательном рефлексе. Под рефрактерным периодом Марей первоначально подразумевал время, в течение которого сердце оказывалось невосприимчивым по отношению к раздражению любой интенсивности. Однако в наше время под рефрактерной фазой подразумевается состояние, при котором независимо от утомления механизм обнаруживает возбудимость ниже максимальной. Рефрактерная фаза сердца абсолютна в течение короткого времени после начала систолы, но затем возбудимость постепенно восстанавливается. В мигательном рефлексе в продолжение почти целой секунды после его начала, если напосится второе раздражение, величина которого сама по себе достаточна, чтобы вызвать рефлекс, получаемая реакция оказывается на 50% меньше, чем если бы она вызывалась одной секундой позже. Поэтому рефрактерная фаза в данном случае не обозначается как абсолютная. Она длится дольше для зрительных раздражений, чем для тактильных или температурных.

Из спинальных рефлексов на задней конечности собаки один, а именно чесательный рефлекс, обнаруживает отчетливую рефрактерную фазу [287]. Изучая этот рефлекс, я (с Ласлеттом [251]) отметил, что ритм чесательного движения по своей скорости не зависит от ритма раздражителя, вызывающего его.

У собаки, если спинной мозг перерезан в шейном отделе, чесательный рефлекс в течение немногих месяцев становится достаточно значительным. Раздражитель, приложенный к какой-либо точке в пределах кожи спины (рис. 13), вызывает чесательное движение задней конечности. Движение это представляет собой ритмичное чередование сгибания и разгибания бедра, колена и стопы. Каждое сгибание происходит с частотой примерно 4 раза в секунду. Раздражения, способные вызвать этот рефлекс, механической природы, такие как щекотание кожи или не-

А — рецептивно-мозга, седлообразный чесательный нерв и его ветви, идущие от противоположной стороны спинного мозга

как тот, который вызывает ощущение щекотания каким-нибудь механическим раздражителем

к какой-либо точке кожи спины. Такой электрод может представлять собой небольшую иглу или позолоченную энтомологическую булавку. Она погружается в кожу настолько неглубоко, что ее острие оказывается как раз между волосяными луковицами. Если ввести иглу глубже, можно получить другие виды рефлек-

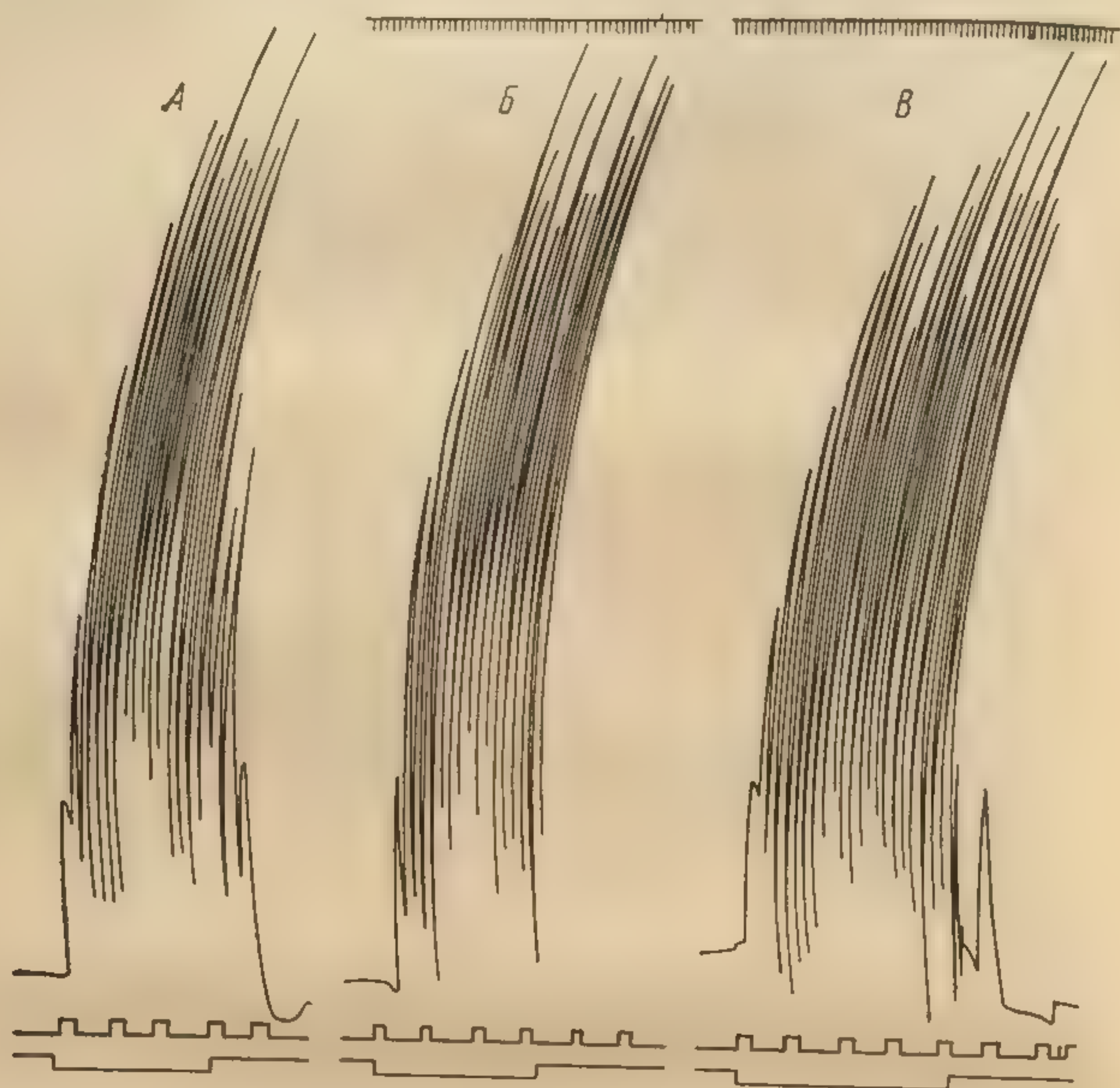


Рис. 14. Сгибание бедра в чесательном рефлексе спинальной собаки.

Сверху вниз: электрические сигнальные отметки (на B и V) двойных ударов индукционного тока; миографическая кривая; время, в 1 сек.; сигнальная линия (опускание сигнальной отметки означает приложение раздражения).

торных реакций, чесательный же рефлекс при этом может затормозиться. В этом рефлексе участвуют преимущественно следующие мышцы: дорсальные сгибатели стопы, сгибатели колена и сгибатели бедра. Если ритм последних записать графически, получаются кривые [300] как на рис. 14. С их помощью можно показать, что за серией коротких сокращений следует другая серия, частота сокращений которой не зависит от частоты раздражения. Таким образом, ритмичное рефлексорное движение воз-

можно получить, пользуясь тепловым лучом или постоянным током. Включение и выключение тока особенно хорошо вызывают рефлекс (рис. 15), но рефлекс осуществляется даже во время прохождения постоянного тока (хотя величина рефлекса и меньше) до выключения тока — момент, когда рефлекс снова временно становится интенсивным. При включении и выключении гальванического тока рефлекторная реакция представляет собой короткие серии ритмичных сокращений.

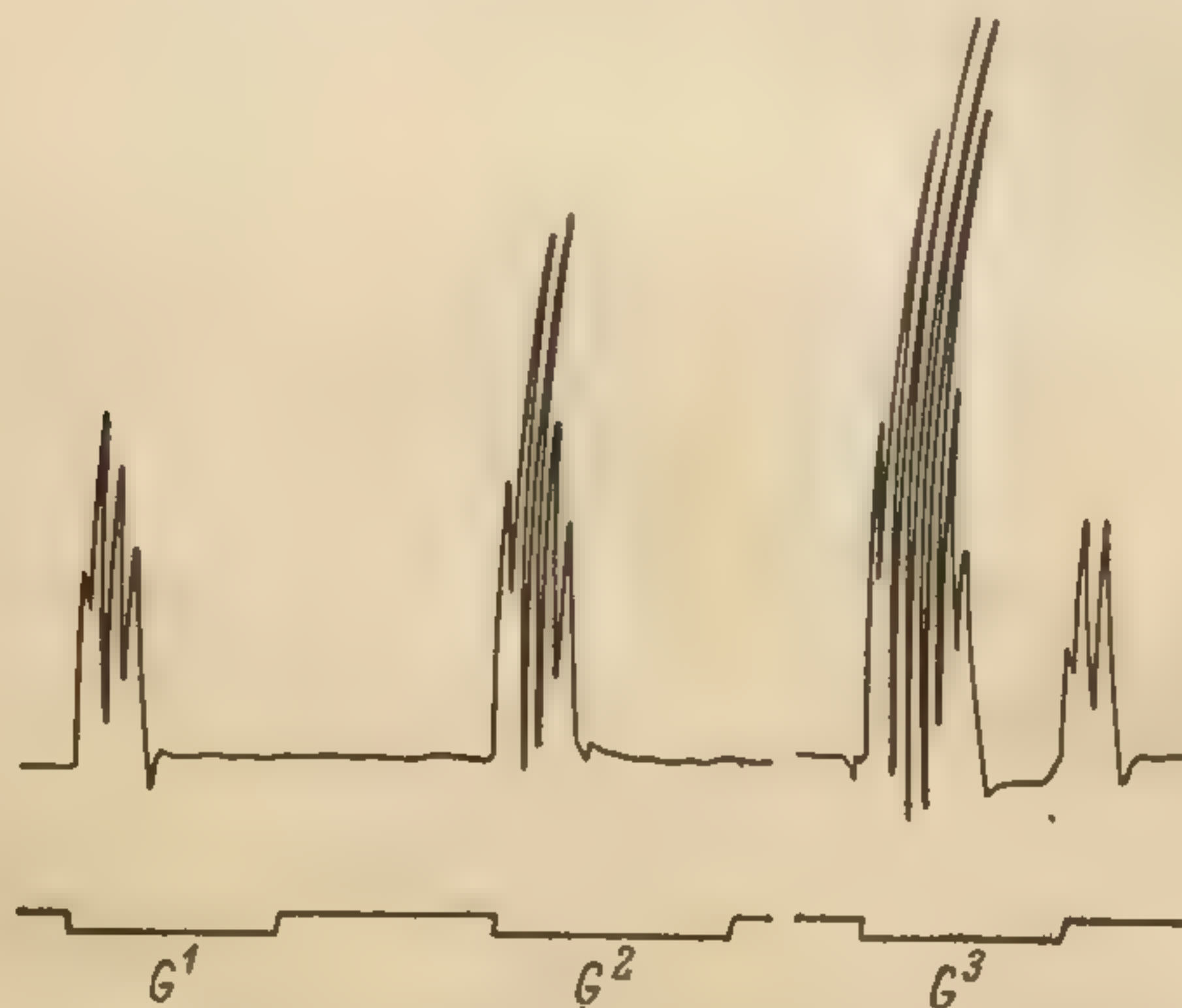


Рис. 15. Чесательный рефлекс, вызванный с помощью гальванического тока (катод помещался на участке кожи позади плеча, индифферентный анод располагался на передней лапе).

Сверху вниз: миографическая кривая; сигнальная линия (опускания линии соответствуют включению, подъемы — выключению раздражающего гальванического тока). Включение тока вызывает более высокий рефлекс, чем выключение; выключение двух более слабых токов G^1 и G^2 оказалось вообще недостаточным, для того чтобы рефлекс появился, однако он отмечен в случае G^3 , где ток был 1.5 ма.

Еще легче вызвать рефлекс с помощью униполярного раздражения токами высокой частоты. При этом получается реакция весьма интенсивная и длительная. Сдвоенные удары индукционного тока, нанесенные с частотой от одного до 512 раз в секунду и с перерывами различной длительности, легко вызывают рефлекторную реакцию. Точно так же вызывают ее одиночные включения и выключения тока, производившиеся в моих опытах с частотой 1.33 раза и 40 раз в секунду.

В условиях всех этих различных способов возбуждения рефлексов (тепловым лучом, постоянным током, двойными и одиночными раздражениями индукционным током, токами высокой частоты и механическими раздражениями) пока внутренние условия рефлекса не меняются, ритм флексорной реакции остается

почти одним и тем же [287]. Он не изменяется и тогда, когда вместо правильной последовательности в качестве раздражения используется последовательность, сгруппированная иначе, например такая, в которой раздражения сгруппированы по двойкам или по тройкам. Очевидно, что в этом рефлексе имеется рефрактерная фаза. Возьмем случай, когда применяемый раздражитель состоит из двойных индукционных ударов, следующих один

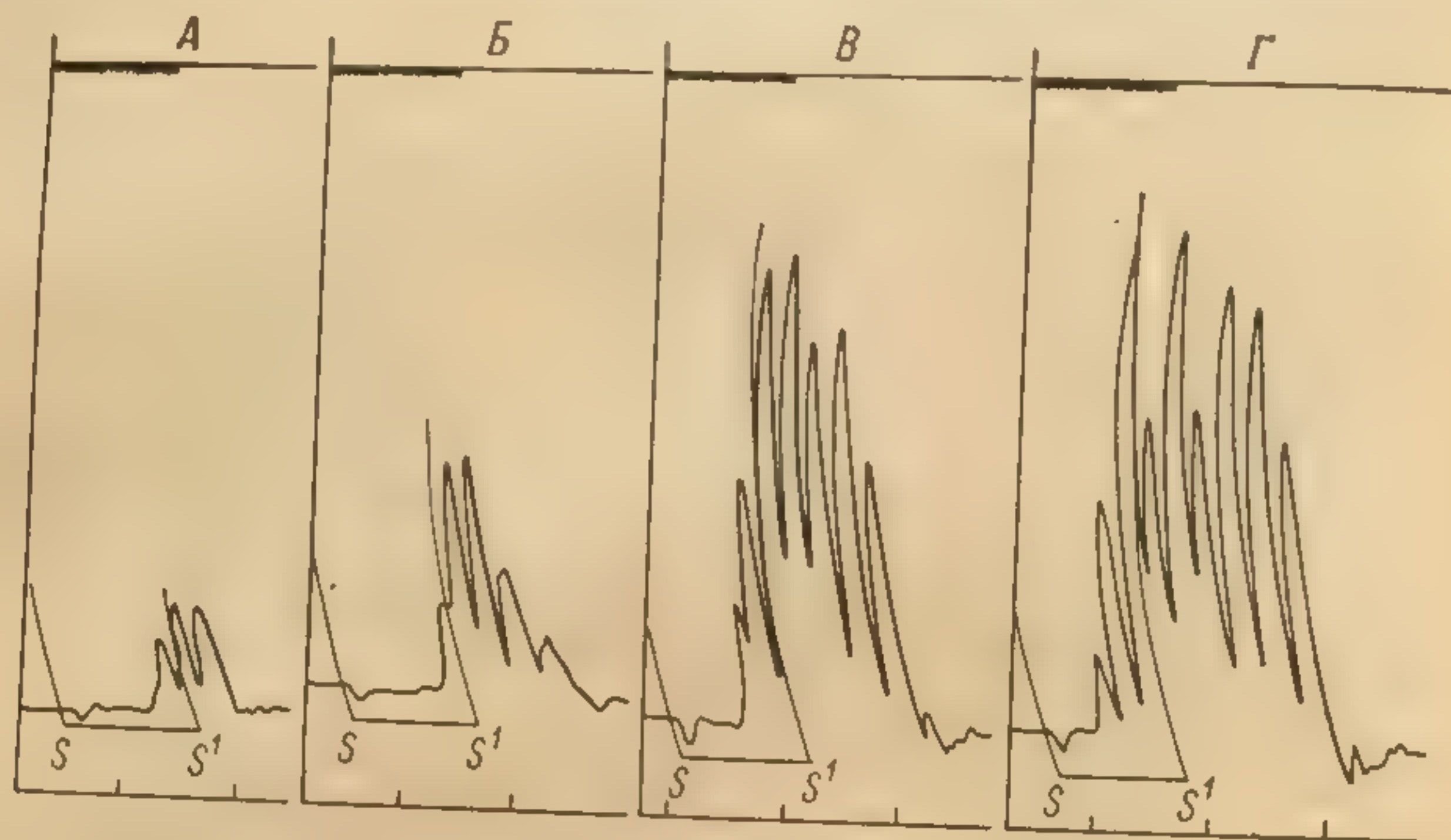


Рис. 16. Влияние увеличения интенсивности раздражителя на чесательную рефлекторную реакцию.

Сверху вниз: сигнальная линия (прерывания первичной цепи раздражающего тока записаны с помощью электромагнитного отметчика); миографическая кривая (вертикальными штрихами отмечено нанесение S и прекращение S' раздражения); время, в сек. Чесательный рефлекс вызван 42 короткими ударами тока при частоте 40 в секунду. По мере того как раздражитель, не изменяя прочих своих характеристик, становился все сильнее и сильнее (690, 1100, 1900 и 3000 ед. шкалы Кропекера соответственно), рефлекс на А, Б, В и Г обнаруживали хорошо видимые отличия. Вместо одного сокращения в продолжение раздражения и двух после него (А), рефлекс дает три сокращения в течение раздражения и шесть после него (Г).

за другим с частотой 100 в секунду. Ответная реакция рефлекторной дуги вызывает сгибания бедра примерно 4 раза в секунду. Уже трех последовательных двоек ударов индукционного тока достаточно, для того чтобы рефлекс был получен, но так как в случае, рассмотренном выше, около 20 таких ударов соответствуют во времени каждому флексорному сокращению, в каждое такое сокращение возможно разложить на примерно равные периоды сокращения и расслабления, позволим себе допустить достаточно произвольно, что только 10 из 20 примененных ударов тока служат в качестве раздражителей. Несмотря на то что к дуге поступают 10 следующих раздражений, возбуждения флексорных мышц не возникает. На эти десять она не отвечает вовсе.

Точно так же это рефрактерное состояние не может быть преодолено с помощью увеличения интенсивности раздражения. Рефлекс остается совершенно ритмичным и клоническим как при действии максимального по силе раздражителя, так и при действии слабого раздражителя (рис. 16). Частота сокращений при сильном раздражении нередко несколько больше, чем при действии совсем слабого раздражения, особенно в начале рефлекса, однако разница в общем невелика — например, 5.8 вместо 4.5 сокращений в секунду. Ни один из видов раздражений, с которыми я имел дело, не превращал ритмические клонические сокращения в длительное постоянное сокращение. В этом отношении, как и в некоторых других, рефлекторная дуга чесательного рефлекса вполне напоминает по своим реакциям механизмы колокола медузы или сердечной стенки. Она имеет с ними более тесное сходство, нежели с дыхательной рефлекторной дугой, которая при наличии ряда условий может вызывать длительное тетаническое сокращение диафрагмы.

Я обозначаю сокращение сгибаемых мышц в чесательном рефлексе как толчок, не считая, что это одиночное подергивание, потому что это выражение означает кратковременную фазу движения в ритмических последовательностях, а также по причине близкого сходства его с сокращением медузы и сердца.

Каково нейронное строение дуги в чесательном рефлексе? Рефлекс этот унилатеральный: раздражение левого плеча вызывает чесание левой, а не правой ногой. Поиски путей в спинном мозгу, по которым проводится рефлекс [251], показывают, что повреждение, прерывающее пути на одной боковой поверхности спинного мозга в любом месте на протяжении от плеча к ноге, ведет к утрате способности кожи плеча вызывать чесательный рефлекс, но оставляет интактным тот же рефлекс на противоположном плече. На латеральной поверхности спинного мозга, где спускается рефлекторный путь, перерезка дорсального столба не приводит к видимым нарушениям рефлекса. Не приводит также к подобным нарушениям пересечение вентрального и дорсального столбов той же стороны, без последствий остается и дополнительное пересечение серого вещества. Однако перерезка только одной латеральной поверхности бокового столба неизбежно приводит к исчезновению рефлекторного проведения даже тогда, когда все остальные части поперечника спинного мозга остаются интактными. Следовательно, рефлекторные пути проходят через латеральный отдел бокового столба. Эти подробности помогают нам воспроизвести дугу рассматриваемого рефлекса.

В латеральном отделе бокового столба, как показано методом последовательной дегенерации, лежат длинные проприоспинальные волокна, непосредственно связывающие серое вещество сегментов спинного мозга плеча со спинальными сег-

ментами, содержащими моторные нейроны для флексоров бедра, колена и ступни. Путь нисходящих проприоспинальных волокон можно проследить, а их количество сосчитано. Метод последовательной дегенерации [251] делает возможным выделить эти волокна среди нисходящих волокон из других источников, таких как церебральные, мезенцефалические или бульбарные, а также среди проприоспинальных волокон, спускающихся от передних отделов шейных сегментов. Это осуществляется, как следует из самого выражения «последовательная дегенерация», путем предварительного пересечения того отдела спинного мозга, который желательно изучить, так как отдельные проприоспинальные волокна расположены наиболее вентрально. Чтобы определить проприоспинальные волокна, нисходящие из третьего и четвертого грудных сегментов, в качестве первого шага следует пересечь спинной мозг между вторым и третьим грудными сегментами. В этом случае позади места пересечения наступает дегенерация на протяжении всех волокон, которые вступают туда из большого мозга, среднего мозга, продолговатого мозга, шейных и двух первых грудных сегментов. Эта тяжелая дегенерация, достигнув своего максимума, затем прекращается, а все остатки перерожденных нервных волокон со временем удаляются. Для этого у собаки должно пройти не менее года. Теперь спинной мозг готов для исследования проприоспинальных волокон, расположение которых желательно установить, и является отчетливым фоном, на котором возможно проследить новый процесс дегенерации. Пути проприоспинальных волокон устанавливаются посредством перерезки между четвертым и пятым грудными сегментами. Через четыре недели после этого второго повреждения, проприоспинальные волокна, нисходящие из третьего и четвертого грудных сегментов, дегенерируют. Их можно исследовать (рис. 17) на всем протяжении от четвертого грудного сегмента в обратном направлении вдоль спинного мозга любым из обычных методов, как например методом Марки. Многие из этих проприоспинальных волокон проходят из плечевых сегментов и оканчиваются в сегментах задней конечности. Наличие рубца после первой дегенерации, следы которой рассосались, не видоизменив следов нового дегенеративного процесса, помогает в его исследовании, образуя для него отчетливо контрастирующий фон.

Из полученных этим методом результатов с большой долей вероятности можно заключить о существовании следующих звеньев рефлекторной цепи для чесательного рефлекса: 1) воспринимающий нейрон (рис. 13, Б, R_1) — от кожи к серому веществу спинного мозга соответствующего спинального сегмента области плеча; 2) длинный нисходящий проприоспинальный нейрон (рис. 13, Б, R_2) — от плечевого сегмента к серому веществу сегментов ноги; 3) двигательный нейрон (рис. 13, Б, FC) — от спинального сегмента ноги к сгибателю.

Рис. 17. Повреждение первого шейного сегмента и дегенерация проприоспинальных волокон третьего и четвертого грудных сегментов.

Результаты исследования
Методом Марки
После перерезки
и дегенерации
проприоспинальных
волокон третьего и
четвертого грудных
сегментов спинного
мозга у собаки
наблюдается дегенерация
проприоспинальных
волокон, нисходящих
из третьего и четвертого
грудных сегментов.
В этом случае
дегенерация происходит
на всем протяжении
волокон, вступаящих
в спинной мозг из
большого, среднего
и продолговатого
мозга, а также из
шейных и первых
грудных сегментов.

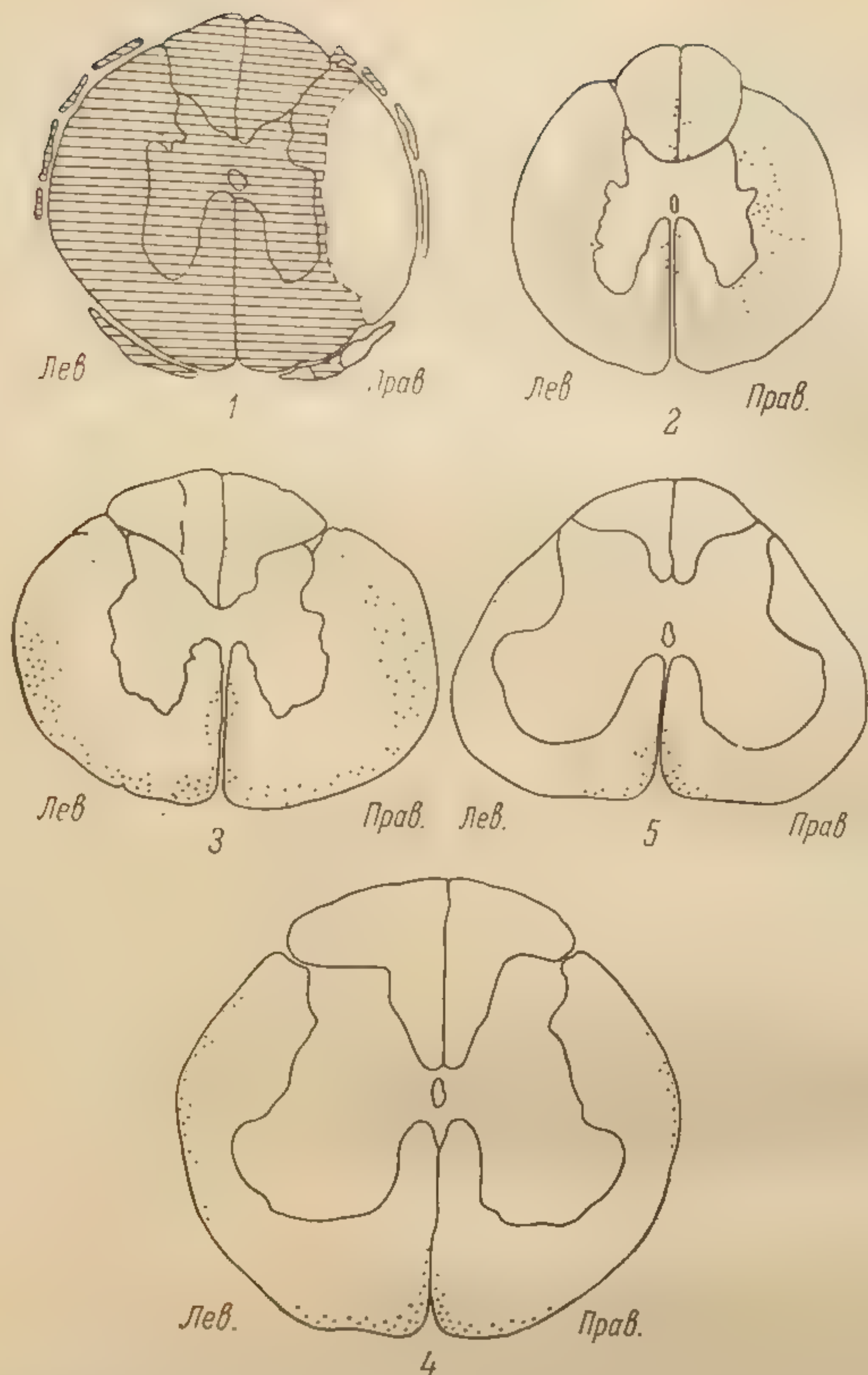


Рис. 17. Поперечные срезы спинного мозга собаки, демонстрирующие расположение первичных трактов, нисходящих к области задней конечности из передних отделов трех грудных сегментов, полученные методом последовательной дегенерации.

Восьмой шейный сегмент был удален, и спустя 568 дней был пересечен на самом заднем уровне третий грудной сегмент. Штриховкой показано распространение соответствующего поражения в поперечном направлении, определенного с помощью микроскопического исследования. Большая часть правого бокового столба от поражения не пострадала. Через три недели после этого второго поражения животное было забито. Препараты, изготовленные по методу Марчи, обнаружили дегенерацию, указанную на остальных схемах. После второго повреждения спинного мозга чесательный рефлекс можно было получить с кожи правого плеча, но он был утрачен с левой стороны (передняя лопаточная область). В этом случае дегенерация проприоспинальных волокон, исходящих от плечевых сегментов, распространялась в полном соответствии с исчезновением чесательного рефлекса с области кожи плеча, откуда он вызывался ранее.

Таким образом, эта цепь состоит из трех нейронов. Она вступает в серое вещество дважды, т. е. имеет два нервных соединения, два синапса. Эта дисинаптическая дуга.

Решаясь схематически изобразить строение этой дуги как дисинаптическое, я хочу представить его возможно проще, пока это предположение не расходится с установленными фактами. Поэтому я исключаю из схемы существующие, возможно, Schaltzellen (Мопаков) между R_α и P_α и между P_α и FC . Главное из того, что я хочу выразить термином «дисинаптическая», можно было бы передать так же определенно, хотя и менее конкретно, сказав, что серое вещество включено в дугу дважды, т. е. в двух различных местах. Это, однако, не может быть выражено одним-единственным определением, а поскольку синапсы находятся, как мы знаем, только в сером веществе, термин «дисинаптический» заключает в себе нужную сторону дела. Но и он предполагает нечто большее. Я позволяю себе использовать этот термин, несмотря на его некоторую неопределенность, по той причине, что, на мой взгляд, многие из последующих предположений окажутся оправданными и полезными в качестве рабочей гипотезы, и еще потому, что он подчеркивает значение синапса в рефлекторном проведении — значение, которое, по соображениям, приведенным выше, представляется существенным.

Значит, рефлекторная дуга состоит по меньшей мере из трех нейронов. Было бы удобно иметь специальное обозначение для конечного нейрона FC , отличающего его от остальной дуги. По соображениям, о которых мы скажем позднее, можно говорить о конечном нейроне как об общем конечном пути [300]. Остальную часть дуги, подводящую к общему конечному пути, удобно называть афферентной дугой.

Морфологические компоненты этого рефлекторного механизма, помимо перечисленных выше нервных элементов, включают в себя мышечные волокна сгибательной мышцы на одном конце и, возможно, воспринимающий орган в коже на другом конце, расположенный, вероятно, на уровне корней волос. Где-то по ходу цепочки из этих образований находится звено, обуславливающее существование рефрактерной фазы, а рефрактерная фаза — это ось, вокруг которой вращается весь координирующий механизм рефлекторной реакции.

При попытках выяснить локализацию рефрактерного состояния возникают следующие соображения. Мышца, участвующая в реакции, не обнаруживает рефрактерного состояния, ни будучи возбужденной непосредственно, ни через двигательный нерв. Поэтому мы вправе не связывать это явление с мышцей и с ее двигательным нервом, а также с соединением мышцы и ее двигательного нерва концевой пластинкой. Далее, это рефрактерное состояние не проявляется, когда двигательные нейроны этой мышцы активированы различными другими путями, например с аффе-

рентных нейронов от рецепторных органов самой конечности или с паллидоспинальных пирамидных нейронов, аксоны которых идут от коры полушария мозга. Поэтому мы вполне можем не считать моторный нейрон, иннервирующий сгибательную мышцу, причиной рефрактерного состояния, характерного для чесательного рефлекса. Кроме того, возможность вызвать типичный рефлекс (рис. 14) с помощью всех перечисленных выше форм неадекватного (электрического) раздражения посредством игольчатого электрода, погруженного в кожу, говорит о том, что именно начало воспринимающих нервных волокон кожи, а не какие-либо специализированные чувствительные органы являются объектом стиму-

Рис. 18. Запись сокращения бедра при чесательном рефлексе. Рефлекс вызван двумя отдельными раздражениями (униполярная фарадизация) в точках кожной поверхности, отстоящих на 10 см одна от другой.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая (вертикальный штрих указывает нанесение первого раздражения в точке А); линия А (понижение линии указывает время действия первого раздражения — в точке А); частота повторения двойных индукционных ударов при раздражении А; линия В (понижение линии указывает время действия второго раздражения — в точке В; частота повторения двойных ударов при этом раздражении была значительно большей, чем в случае А; на рисунке не показана). Периоды двух отдельных раздражений перекрывают друг друга. Второе начинается за целую секунду до окончания первого, однако не обнаруживается ни перерыва, ни увеличения частоты ритмического рефлекторного ответа.



лирования. У нас нет сведений о существовании рефрактерной фазы подобной длительности, что могло бы послужить доказательством существования какого-либо афферентного волокна, идущего от кожи к спинному мозгу. Вместе с тем имеются очевидные доказательства того, что рефрактерная фаза не обусловлена образованиями, лежащими в коже или в самих афферентных нейронах. Когда рефлекс осуществляется в результате раздражения кожи в одной точке, например R_d (рис. 13, Б), раздражение какой-либо другой точки, даже удаленной, также вызывая рефлекс, не нарушает ритма рефлекторного движения [287, 300] и не усложняет его. Рефлекс, полученный с точки R_p , может начаться, в то

время как рефлекс, полученный с точки R_a , уже осуществляется и может затем продолжиться, в то время как A закончен, или наоборот. Однако ни в одном случае ритм рефлекса не нарушался, не удваивался, хотя, по другим данным, мы знаем, что мышца-сгибатель и двигательный нейрон могут ритмически отвечать на раздражения, наносимые с более чем удвоенной частотой по сравнению с частотой стимулов, наносимых для получения рефлекса. В другом случае в середине первой рефлекторной реакции, полученной с A , с точки B может быть введен в действие другой рефлекс, и хотя последний обнаруживает свои собственные характерные особенности по амплитуде, направлению движения ноги и т. д., он не приводит к удвоению или прерыванию уже существующего ритма. Результат остается без изменений, применяются

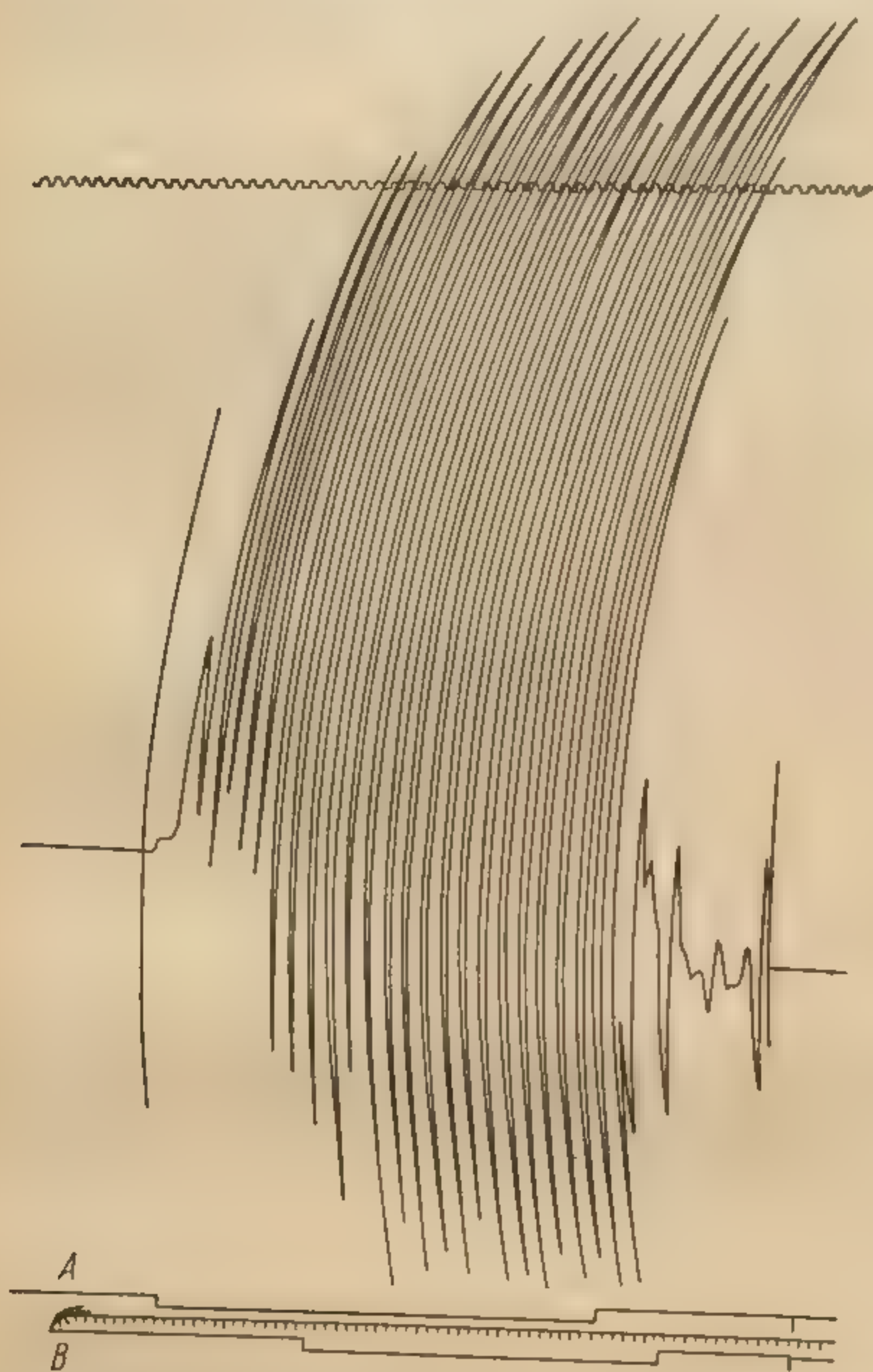


Рис. 19. Запись сгибания бедра при чесательном рефлексе.

Обозначения те же, что на рис. 18, но при иных точках раздражения и при более длительном перекрывании во времени двух отдельных раздражений.

ли отдельные или чередующиеся раздражения участков A и B . Рис. 18, 19, 20 и 21 иллюстрируют сказанное. Рефрактерные фазы рефлекса, полученного с участка A , не испытывают влияния раздражений, поступающих из B , и не прерываются ими. Очевидно, существует некая часть рефлекторного механизма, общая для импульсов, возникших как в A , так и в B . И это остается в силе и тогда, когда участки A и B лежат на расстоянии всего 10 см друг от друга. То, что нам известно о воспринимающих нейронах, не позволяет допустить существование коллатерального сообщения между ними, помимо прямого или непрямого стыка этих нейронов, более или менее общего для обоих. Поэтому рефрактерная

фаза локализуется в афферентных дугах, по-видимому, где-то более центрально по отношению к воспринимающему нейрону. Рефрактерная фаза, возникающая в каком-то элементе при рефлекторной реакции с участка А, распространяется на какой-то эле-

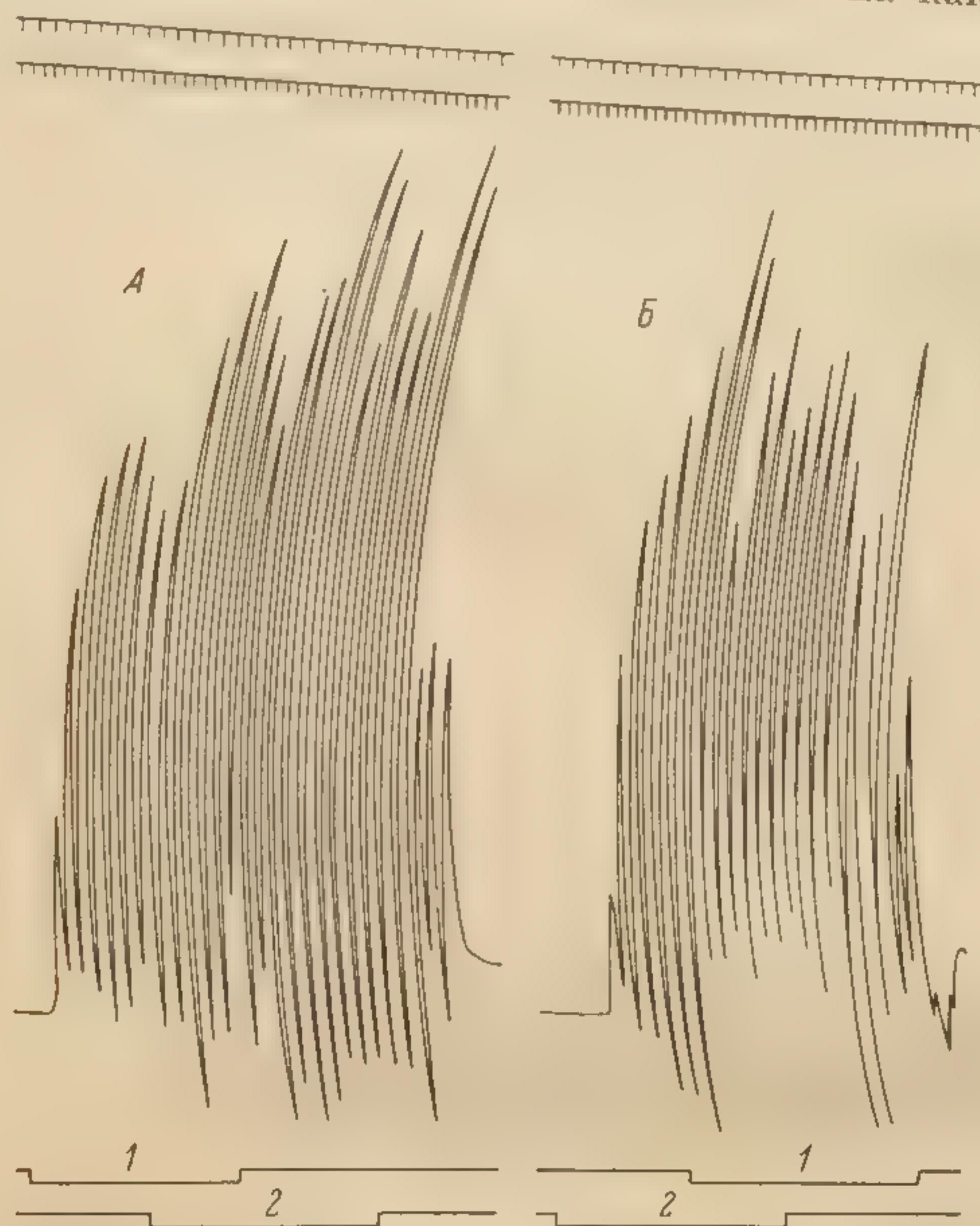


Рис. 20. Запись сокращения бедра при чесательном рефлекс. Рефлекс вызван двумя раздражениями (униполярная фарадизация) кожной поверхности, как на рис. 18 и 19, однако при других кожных точках и при меньшей частоте индукционных ударов.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; частота повторения слабых двойных ударов тока (одна и та же для обоих раздражений); миографическая кривая; линии 1 и 2 (понижения 1 и 2 указывают время нанесения каждого из двух отдельных раздражений). Раздражения в одной точке наносились в середине периода раздражения в другой. Последовательность раздражений двух точек на Б обратная по сравнению с А.

мент, имеющий отношение к проведению рефлекса с В. Этим элементом должен быть какой-то нейрон, общий обоим дугам, как с А, так и с В. Нейрон *FC* (рис. 13) — общий конечный путь как с А, так и с В. Нейрон *FC*, испытанный с помощью других рефлексов, например флексорного рефлекса, такого рефрактерного периода не обнаруживает. Поэтому иско-

мый общий механизм находится, по-видимому, между FC и R_2 , R_3 . Вполне возможно, что нейрон P_x частично общий для R_2 и R_3 , так как именно такие R -нейроны хорошо известны как отдающие интраспинально восходящие и нисходящие стволые

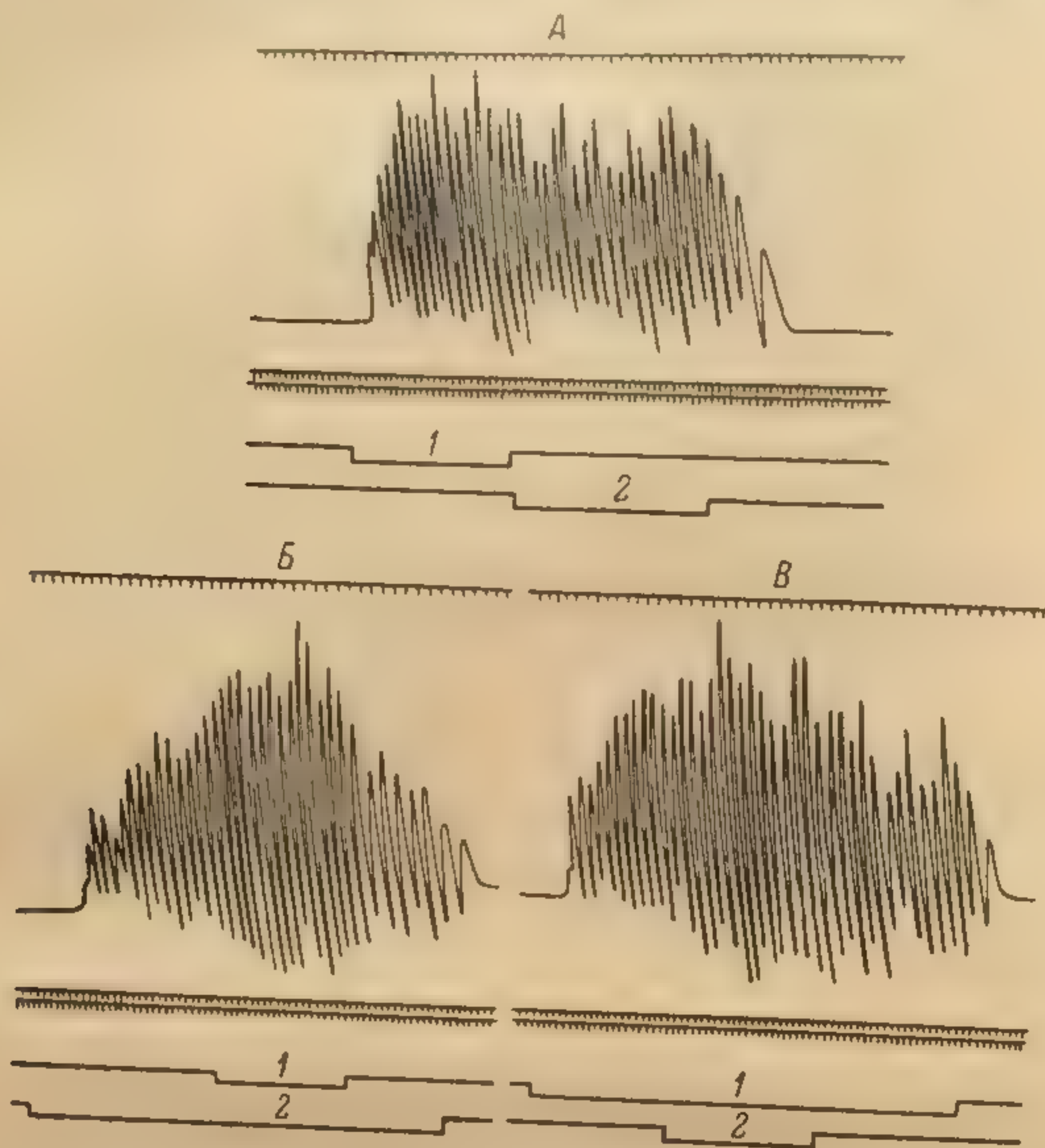


Рис. 21. Записи сгибания бедра при чесательном рефлекс. Рефлекс вызывался, как на рис. 18, 19 и 20, раздельными униполярными раздражениями двух точек кожи, расположенных в данном случае на расстоянии 8 см одна от другой.

Сверху вниз на А, Б, В: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая; частота двойного удара тока в случаях раздражений 1 и 2; время нанесения раздражений 1 и 2. А — второе раздражение начинается в течение последствия первого рефлекса и не вызывает прерыва или изменения в ритме рефлекторной реакции; Б — раздражение второе из той же пары раздражений вызывает рефлекс, и по мере его увеличения наносится раздражение, которое на А нанесено первым; В — отношения обратные. Ни в одном из трех случаев не отмечено ни прерыва, ни изменения ритма рефлекторного движения.

волокна, из коих каждое несет многочисленные коллатерали, возможно соединяющие эти нейроны с серым веществом не только одного спинального сегмента, но и целой серии сегментов. Поэтому коллатерали из R_2 , так же как и из R_3 , могут достигать P_x и равным образом P_3 .

Чесательный рефлекс обладает поучительным сходством с плавательным толчком медузы. Последовательность этапов этого рефлекса совершенно тождественна таковой мышечной реакции нижнего зонтика или двух маргинальных рецепторных органов. Каждую боковую половину седловидной воспринимающей поверхности спины собаки в отношении к чесательному рефлексу мы можем весьма детально сравнить с маргинальной поверхностью *Rhizostoma* в отношении рефлекторного плавательного толчка.

У медузы второе раздражение, следующее тотчас за первым, не удлиняет сокращения [72], оно застает колокол в рефрактерной фазе. Сокращение, вызванное первым раздражением, не дополняется вторым сокращением, которое сливалось бы с первым вследствие второго раздражения. Принципы координации, осуществляющейся таким образом в относительно простом акте плавания медузы, представляются в следующем виде.

Одним из условий координирования плавательного толчка является, как говорилось выше, неполяризованный характер нервных путей, делающих возможным свободное прохождение нервных импульсов в любом направлении от проводника к проводнику по нервной сети. Другое условие состоит в непрерывности проведения от каждого проводника. Эти особенности нервной системы позволяют одиночному раздражению, нанесенному в одной какой-либо точке, вызвать координированное сокращение всей мускулатуры, короче говоря — вызвать плавательный толчок или удар в полном и совершенном объеме. Однако эти особенности не обеспечивают того, чтобы при воздействии серии раздражений, нанесенных без правильного чередования во времени и в различных точках, обязательно наступила бы серия координированных толчков или ударов.

Романес [72] показал, что рецепторные органы краевой области колокола являются источником естественно возникающих сокращений колокола и что пока сохранен хотя бы один из них, плавательный колокол удерживает способность к спонтанным сокращениям. Таким образом, в данном случае существует множество точек, причем все они в естественных условиях готовы дать начало сокращению колокола.

Предположим, что тотчас после того, как нанесено раздражение в точке *A*, и до того, как наступило вызванное этим раздражением сокращение, наносится еще одно раздражение в точке *B*, а затем еще одно в точке *C*. Каждое из этих раздражений, взятое само по себе, в равной степени способно вызвать локомоторную реакцию, причем единственным локомоторным актом, присущим данному животному, является систолическое сокращение колокола. Поэтому всякая реакция имеет целью начать локомоторный акт только в виде пропульсивного движения колокола. Однако

две особенности, а именно неполяризованное проведение и непрерывность проводящей нервной сети, хотя и обеспечивают эту реакцию в ответ на действие одного раздражения, не в состоянии обеспечить ее в ответ на серию раздражений, быстро следующих одно за другим с одной точки или с нескольких. Это происходит по следующей причине. Серия раздражений, если бы вышеперечисленные факторы были единственными, только обездвигила бы колокол. Второй раздражитель, приходясь на момент сокращения, вызванного первым, привел бы к распространению возбуждения, как и при действии первого раздражителя, по всей двигательной мускулатуре и только усилил и продлил бы систолическое состояние, уже существующее там, но это бы прервало локомоцию, а не продолжило ее. Для того чтобы толчок был возможен, сокращению мышечного диска должна непосредственно предшествовать диастола, позволяющая ему вместить полный объем воды, необходимый для выталкивания.

Поэтому существенной особенностью координации является обеспечение чередования двух противоположных фаз сокращения и расслабления одной и той же мышцы; они и осуществляют перемещение тела этого простого животного. Необходимое для этого условие даже при неправильных последовательностях раздражителей обеспечивается рефрактерной фазой.

Когда колокол отвечает или только что ответил на раздражение, он остается невозбудимым к последующим раздражениям на период, который продолжается больше, чем фаза сокращения колокола. Это предупреждает ритмическую дезорганизацию движения при множественном раздражении.

Условия, подобные тем, которые регулируют движения плавательного колокола медузы, лежат и в основе координации сердечной деятельности, с той лишь разницей, что имеется только одна иницирующая точка, доминирующая постоянно (как у позвоночных) или временно (как у *Tunicata*). Вероятно, и у медузы одна из точек, специализированных для различных раздражений (пограничные органы), в отдельные моменты становится доминирующей под влиянием раздражителей окружающей среды. В этом отношении явление более близко напоминает чесательный рефлекс, когда какая-то из многих точек обширного рецепторного поля становится на время раздражения доминирующей, например при укусе блохи или другого паразита, и организует серию сокращений, которая может быть продлена или усилена параллельным раздражением паразитами в других точках, причем ритм движения остается неизменным. В акте чесания так же необходимо, как и в акте плавания медузы или в деятельности сердца, чтобы вслед за расслаблением следовало бы сокращение.

Очевидно, рефрактерная фаза является существенным условием в координации чесательного рефлекса. Чесательный рефлекс, для того чтобы обеспечить свое назначение, очевидно, дол-

жен состоять из последовательности повторяющихся движений в одном направлении. Между отдельными актами этой последовательности должна быть дополнительная серия движений в противоположном направлении. Я бы не хотел пока касаться вопроса, включают ли эти две последовательности движений рефлекторные сокращения двух антагонистических мышечных групп, соответственно чередующихся во времени. Мышечные группы или их рефлекторные дуги должны обнаруживать рефрактерные состояния, чередующиеся с деятельными фазами. Очевидно, это существенно для обеспечения возвращения в исходное состояние, когда должно начинаться следующее сокращение. Рефрактерная фаза обеспечивает его. Вследствие распространения ее на всю последовательность дуг, она предупреждает то смещение возбуждений, которое наступило бы, если одновременно с рефрактерной фазой одних дуг имелась бы фаза возбуждения в других.

Однако существует важное различие между рефрактерным состоянием в чесательном рефлексе и таковым в плавательном механизме медузы. У последней, как и в сердце, рефрактерные состояния не являются свойством, отданным в ведение нервного органа, отдаленного от периферической ткани. Они присущи периферическим органам. Из наблюдений Бете, по-видимому, следует, что рефрактерная фаза у медузы представляет собой функцию нервной сети. Магнус [268] недавно показал, что рефрактерная фаза одиночного сокращения изолированной кишки обусловлена деятельностью местного нервного сплетения (Ауэрбаха), залегающего в стенке кишки. В этих случаях рефрактерное состояние, по-видимому, присуще нервным элементам, именно тем из них, которые рассеяны в периферической ткани. Однако в случае чесательного рефлекса локализация рефрактерного состояния — центральная, интраспинальная.

Центральная локализация рефрактерного состояния чесательного рефлекса существенна для дифференцирования условий, в которых осуществляются чесательный рефлекс и плавательный акт медузы. В случае локомоторной деятельности плавательного колокола медузы мы имеем дело с простой мускулатурой, которая практически в состоянии осуществить только одно-единственное движение. В действительности, это — одна мышца, которую можно сравнить с мышечной единицей в более сложной мускулатуре высших организмов, например такой, как *gastrocnemius tibialis* и т. д. у лягушки. Всякий рецепторный орган, который в результате раздражения вызывает двигательный акт, связан, следовательно, посредством нерва с отдельной мышцей, осуществляющей это движение. Эта последняя, будучи приведена в действие, реализует практически то же движение, которое она выполнила бы, если бы получила импульс от одного из соседних, аналогичных рецепторных органов. Движение локомоции, вызванное с данного рецептора, практически то же, что

и вызванное с любого из остальных. Двигательный орган в этом случае в состоянии произвести только одно-единственное движение, и самое осуществление этого движения есть, так сказать, единственная задача, возложенная на него при активации любого из всех связанных с ним рецепторных каналов.

Однако с двигательным органом, который используется в чесательном рефлексе, дело обстоит иначе. Этим органом является задняя конечность — сложная структура, образованная из частей, многие из которых пространственно противостоят друг другу, и как единое целое способная выполнить движения различного характера. Так, она в состоянии не только рефлекторно почесать, но и стоять, бежать, галопировать, присесть при дефекации, отодвинуться и согнуться при мочеиспускании и т. д. В плавательном колоколе медузы возможность для антагонизма между конечными двигательными эффектами рефлексов отсутствует, если не считать возможное слияние последовательных сокращений, которое могло бы нарушить ритмичное пульсирование и которое не наступает благодаря рефрактерной фазе. Плавательный колокол медузы повинует рефлексу только одного типа. Чесательный рефлекс точно таким же образом гарантирован от нарушения его ритмического характера. Но в случае чесательного рефлекса этот последний — не единственный из многих рефлексов, распоряжающихся эффекторным органом — конечностью. Поэтому чесательный рефлекс как единая реакция может быть в случае необходимости заменен другими рефлексами, причем из этих последних многие осуществляются без клонической активности мышц конечности, которая некоторым из них даже помешала бы осуществляться. Поэтому механизм клонуса должен локализоваться не в самом периферическом органе, но там, где другие виды рефлекса могли бы предотвратить клонусогенную деятельность, активирующую периферический орган. Таким местом является, очевидно, сам центральный орган, так как именно этот орган, о чем говорит и самое название его, является узловым пунктом, где встречаются направляющиеся сюда все нервные дуги организма и среди них те, которые должны исполнять одни и те же органы движения, как это имеет место в случае чесательного рефлекса. Поэтому вполне соответствует нашему допущению то, что рефрактерная фаза локализуется там, где мы предположили, — в самом центральном нервном органе, где-нибудь между двигательным нейроном, направляющимся к мышце, и рецепторным нейроном, идущим из кожи. Ибо именно перед двигательным нейроном сталкиваются рефлекторные дуги. Рефрактерное состояние, очевидно, подведено к этому месту.

Рефрактерное состояние, очевидно, родственно состоянию торможения, поскольку имеются хорошо известные примеры, когда рефрактерное состояние — явление периферическое (например, сердце), и ряд других, когда торможение — явление центральное. Хотя несомненно, что фазы рефрактерного состояния нередко явление периферическое, во многих случаях локализация их цен-

тральная. Именно так дело обстоит в некоторых рефлексорных движениях. —

Рефлексы, в которых рефрактерная фаза составляет характерную особенность, представляют собой циклические рефлексорные движения, осуществляющиеся ритмично и последовательно. Таковыми рефлексами являются чесательный рефлекс, рефлекс глотания и мигания, а также, возможно, ритмически осуществляющиеся рефлексы, участвующие в движениях ходьбы.

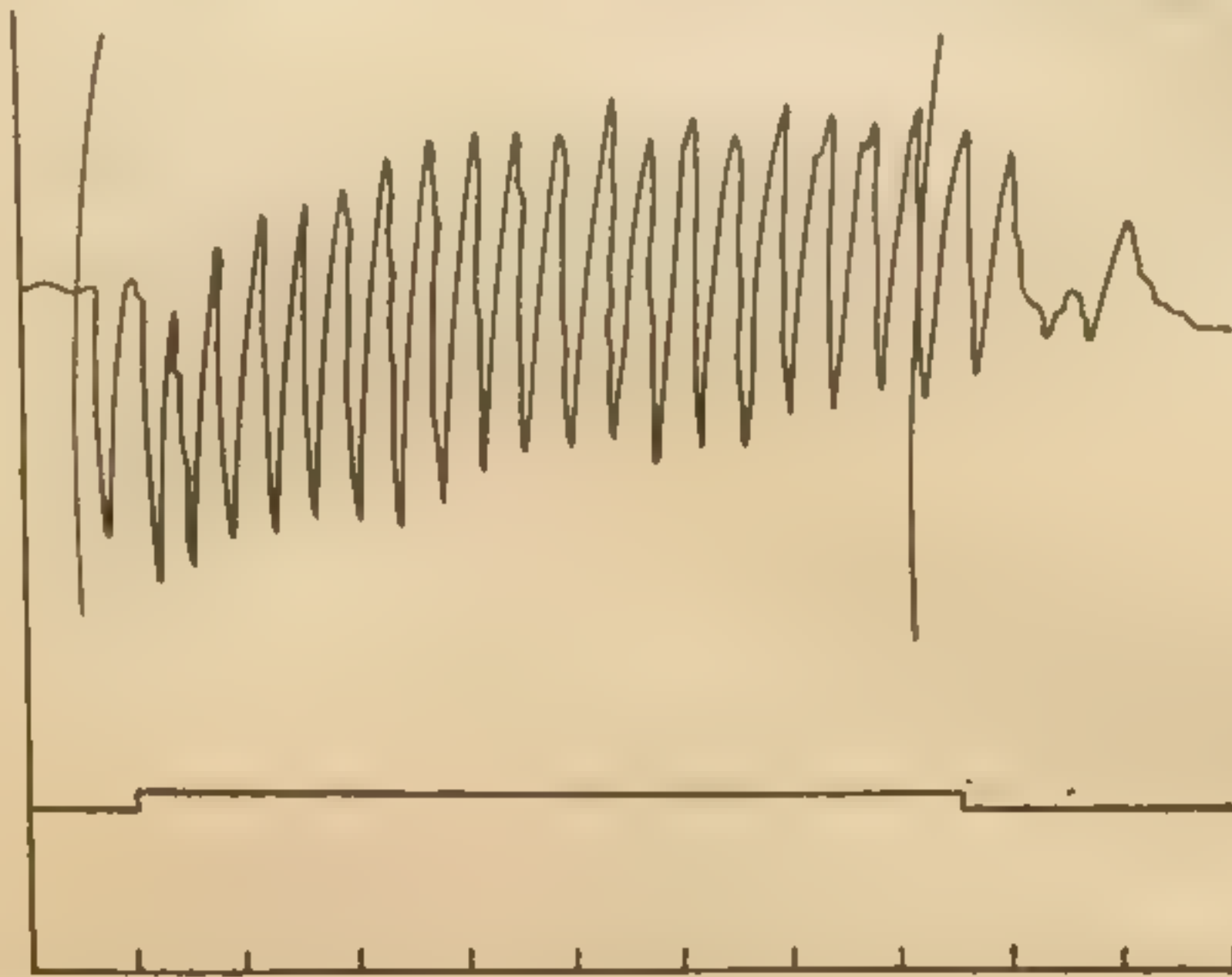


Рис. 22. Перекрестный шагательный рефлекс у спинальной собаки

Сверху вниз: монографическая кривая; сигнальная линия (подъем ее указывает период действия раздражителя); время, в 1 сек. Рефлекс был получен с помощью униполярной фарадизации лапы противоположной стороны. Сгибание конечности следуют одно за другим со скоростью приблизительно 5 раз в 2 сек., т. е. примерно в два раза реже, чем это имеет место при чесательном рефлексе. Последствие рефлекса включает четыре «шага», последний из которых мал по амплитуде и растянут во времени, как это бывает с конечными сокращениями в чесательном рефлексе.

Нотнагель [48], продолжая наблюдения Сеченова [31], изучал периодический и ритмический рефлекс с задней конечности противоположной стороны у спинальной лягушки. Он нашел, что если спустя несколько дней после пересечения спинного мозга лягушки на уровне четвертого позвонка раздражать фарадическим током центральный конец седалищного нерва, возникает попеременное сгибание и разгибание задней конечности противоположной стороны. Он отметил, что никакая интенсивность раздражения не обуславливает перехода ритмического движения от клонического к тоническому. Рефлекс этого типа мне удалось получить на задней конечности спинальной собаки с помощью униполярной фарадизации лапы противоположной стороны, и, как это отметил Нотнагель для лягушки, никакое увеличение интенсивности раздражения не вело к изменению клонического характера движения на тонический. Рефлексорное движение ритмично (рис. 22) и имеет рефрактерный период, который не прерывается

обычным увеличением интенсивности раздражения. Частота ритма движения в среднем составляет 2.3 в секунду, но несколько варьирует в различных наблюдениях. Это примерно в два раза медленнее, чем частота движений чесательного рефлекса, которая в среднем составляет 4.5 в секунду. Средний ритм чесательного рефлекса почти в точности тот же, что ритм, установленный Гочем и Бэрчем [164] для рефлекторного разряда электрической клетки *Malapterurus*, хотя частота у *Malapterurus* варьирует, по-видимому, намного больше, чем частота движений в чесательном рефлексе.

У собаки имеется еще своеобразный короткий экстензорный рефлекс с задней конечности, который я называю экстензорным толчком. Бальони [288] совсем недавно отметил подобный рефлекс у лягушки. Этот рефлекс вызывается механическим раздражением, нанесенным на подошвенную поверхность лапы. У спинальной собаки, у которой он хорошо выражен, его можно получить даже путем легкого поколачивания краешком листа бумаги по коже позади подошвенной подушечки. С большей надежностью его можно получить, заведя кончик пальца между подошвенной подушечкой и когтевым ложом, в особенности если бедро и колено (ло-



Рис. 23. Экстензорный толчок. Спинальная собака. Время, в 1 сек. Нанесение раздражения не указано, но латентный период реакции весьма короток.

дыжка не обязательно) расслаблены и находятся в состоянии пассивного сгибания.

Экстензорный толчок мне ни разу не удалось продлить до полной полусекунды — ни одна из моих записей не демонстрирует реакции такой длительности. Обычно длительность составляет около одной пятой секунды (рис. 23), что и видно на записи. Возможно, что при этом мышечное сокращение может быть простым подергиванием, хотя и вызванным рефлекторно. Его мышечное поле включает мышцы коленного рефлекса. Миограмма экстензорного толчка короче, чем миограмма тетанического сокращения диафрагмы (slip, у Геда [118]), вызванного двумя последовательными раздражениями диафрагмального нерва, когда мышечные ответные реакции на оба раздражения сливаются (рис. 24).

Тотчас после получения этого рефлекса, по моим данным, у спинальной собаки в течение одной секунды рефлекс получить относительно трудно. Вслед за своей активной фазой рефлекторная дуга его обнаруживает рефрактерную фазу. Здесь эта рефрактерная фаза в шесть раз более длительна, чем период активности;

таким образом, экстензорный толчок может длиться лишь 170 сигм, в то время как последующая рефрактерная фаза может продолжаться целую секунду.

Возможно, экстензорный толчок представляет собой важный элемент в рефлекторном механизме локомоции собаки (Филиппсон, [309]). Своеобразная особенность его по сравнению с другими спинальными рефлексам конечности состоит в значительной силе, которая при этом проявляется. При передвижении животного он обеспечивает значительную часть необходимой силы, толкающей тело вперед. Принимая во внимание эти соображения, следует, очевидно, заключить, что в качестве элемента локомоции повторение его необходимо только с интервалами времени, значительно более длинными, чем длительность самого толчка, а именно в определенной фазе каждого последующего шага, совершаемого при продвижении животного. После экстензорного толчка конечность должна быть передана в распоряжение флек-



Рис. 24. Миограмма сокращения диафрагмы кролика (slip, по Геду), вызванного двумя ударами прерывистого тока, приложенного к диафрагмальному нерву.

Моменты нанесения двух раздражений показаны вертикальными штрихами на миографической кривой. Время, в 0.01 сек. (Макдональд и Шеррингтон).

сортных мышц, для того чтобы, не касаясь земли, качнуться вперед, приготавливаясь к следующему шагу, осуществляемому этой конечностью. Законно предположить, что одним из средств, с помощью которого избирательная адаптация обеспечила этот результат, является продолжительная рефрактерная фаза, наступающая вслед за активным состоянием рефлекторной дуги экстензорного рефлекса. Цваардемакер [272] показал, что рефлекторное движение глотания у наркотизированной кошки сопровождается рефрактерным периодом,¹ длящимся полсекунды и более. Это рефрактерное состояние центрального происхождения, так как в случае, когда рефлекторное движение глотания получено в результате раздражения верхнего гортанного нерва на одной стороне, наступающий вслед за этим рефрактерный период проявляется в полной мере и при раздражении верхнего гортанного нерва другой стороны.

Варьирование внешнего раздражения оказывает сравнительно незначительный эффект на длительность рефрактерного периода. Однако внутренние условия, такие как кровоснабжение, утомление, наркоз и т. д., изменяют его весьма значительно. Для реф-

¹ Бальони [285] обнаружил рефрактерную фазу в рефлексе у лягушки.

лексов, в которых рефрактерная фаза хорошо выражена, характерна определенная, только с небольшими колебаниями, длительность рефрактерной фазы, хотя продолжительность фазы значительно меняется в рефлексах различного типа.

Очевидно, что существенным компонентом многих рефлексов является более или менее длительная рефрактерная фаза, наступающая вслед за нервным разрядом.

Таким образом, рефрактерная фаза выступает как на низшей, так и на высшей ступенях филогенетической лестницы в качестве явления фундаментального значения для координирования целого ряда двигательных актов. У низших животных форм (медуза) она локализуется в самом нервно-мышечном органе, как, впрочем, и в висцеральных органах и кровеносных сосудах позвоночных. У высших форм (собака) рефрактерная фаза проявляется в так-сисах скелетной мускулатуры и локализуется не в периферическом нервно-мышечном органе, но в центрах самой нервной системы.

Кра
и велич
в этом
элемент
по срав
к анесте
ных пер
последов
ления ре
ных мыш
поления
сериного
реципро
торного
ное возб
ральной
чаях.

След
дуге и в
с котор
увеличе
На нерв
действи
следова
товский
предела
некотор
интенси
математ
ствола
зависим
реакция
тельного
Соотн
рефлек
жено. Н

Лекция 3

КООРДИНАЦИЯ В ПРОСТОМ РЕФЛЕКСЕ

(заключение)

Краткое содержание. Соответствие между интенсивностью раздражения и величиной рефлекторной реакции. Различия между рефлексам, разными в этом отношении. Функциональное содружество интраспинальной группы элементов, составляющих рефлекторный центр. Чувствительность рефлексов по сравнению с нервными стволами к действию асфиксии и анемии, а также к анестетикам и некоторым другим ядам. Функциональное значение певральных перикариев. Рефлексы, имеющие двойное значение. Рефлексы, имеющие последовательное двойное значение и симультанное двойное значение. Проявления реципрокной иннервации рефлексов. Рефлекторное торможение скелетных мышц. Рефлекторное торможение коленного рефлекса. Временные соотношения и другие особенности рефлекторного торможения на примере флексорного рефлекса. Другие примеры торможения как компонента рефлекторной реципрокной иннервации. Интраспинальная локализация этого рефлекторного торможения. Превращение рефлекторного торможения в рефлекторное возбуждение под действием стрихнина и тетанотоксина. Значение центральной локализации рефлекторного торможения в приведенных здесь случаях.

УСИЛЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ

Следующим различием между реакциями в рефлекторной дуге и в нервном стволе является сравнительно большая легкость, с которой в последнем величина эффекта может быть постепенно увеличена с помощью увеличения интенсивности раздражения. На нервном стволе это было изучено как с использованием токов действия (Waller [163]), так и на двигательных нервах при исследовании мышечного сокращения (Фик, Цибульский и Занетовский [145]). Точность соответствия реакции в определенных пределах интенсивности раздражения настолько очевидна, что некоторым наблюдателям удалось выразить соотношение между интенсивностью раздражения и интенсивностью ответной реакции математически. Уоллер считает, что ответная реакция нервного ствола при прямом раздражении увеличивается в более прямой зависимости от увеличения внешнего раздражения, чем ответная реакция мышцы при непрямом раздражении или реакция зрительного нерва в условиях адекватного раздражения сетчатки.

Соответствие между интенсивностью внешнего раздражения и рефлекторной конечной реакции и в данном случае менее выражено. Нередко отмечалось, что рефлекторные реакции напоми-

нают в отношении интенсивности принцип «все или ничего», установленный для сердечного сокращения (Вундт). Бидерманн, говоря о рефлексах, вызванных одиночными ударами индукционного тока у охлажденной лягушки, замечает, что при этом увеличение интенсивности практически отсутствует; все реакции максимальны. Бальони делает то же замечание по поводу других рефлексов у лягушки.

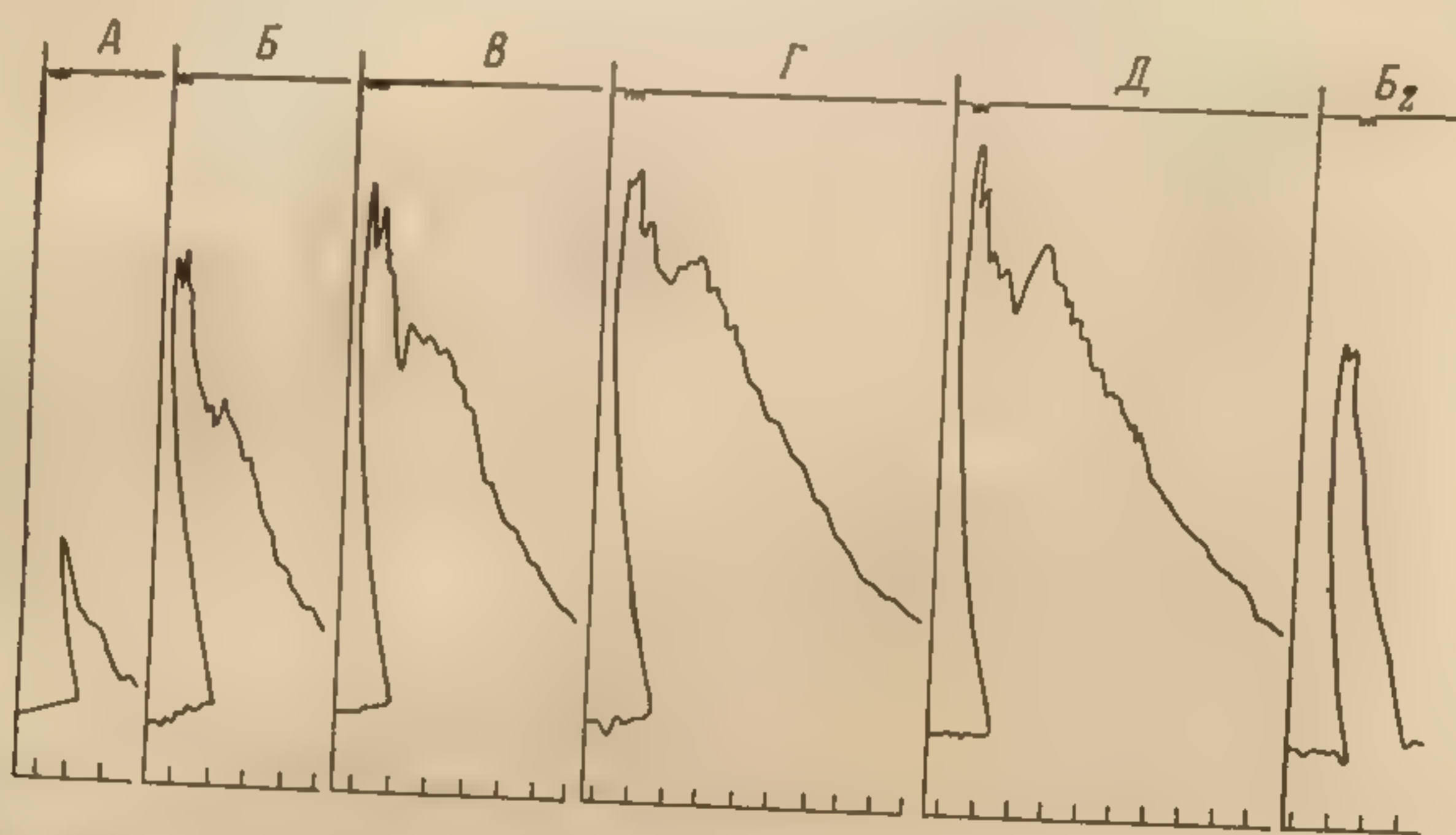


Рис. 25. Флексорный рефлекс постепенно нарастающей интенсивности, обусловленной постепенным увеличением интенсивности раздражения. Спинальная собака.

Сверху вниз: сигнальная линия с отметкой продолжительности раздражения (в каждом случае раздражение состояло из двенадцати кратковременных прерывистых ударов тока, наносимых с частотой 25 в секунду, униполярно; в качестве катода служила игла, помещенная на коже пальца; индифферентный электрод помещался краниально от места перерезки спинного мозга); миографическая кривая; время, в 1 сек. Интервалы между началом каждого рефлекса 2 мин.

	Интенсивность раздражения	Величина рефлекса
А	690	8.5
Б	3000	59
В	5200	110
Г	9800	168
Д	12500	213
Б ₂	300	29

Интенсивность приводится в единицах шкалы Кронекера.

Тем не менее постепенное увеличение рефлекторных реакций имеет место. Уолтон [91] отметил в качестве одной из особенностей стрихнинного отравления, что на определенной стадии постепенное нарастание величины реакции исчезает и все рефлексy становятся максимальными. Мерцбахер [210] и Пари [294] предприняли измерения возрастных амплитуды рефлекторных движений ноги лягушки при увеличении интенсивности раздражения.

Флексорный рефлекс с задней конечности спинальной собаки увеличивается по амплитуде в соответствии с увеличением интен-

сивности раздражения; изменения временных соотношений при этом исключены. Увеличение интенсивности раздражения повышает как величину, так и амплитуду рефлекторного сокращения. На рис. 25 приведен ряд этих рефлекторных реакций, из которых каждая получена с помощью последовательных кратковременных ударов тока, нанесенных на один и тот же участок кожи стигматическим катодом. Увеличение рефлексов наступает довольно постоянно при наличии высшего градиента интенсивности раздражения.

В случае чесательного рефлекса постепенное усиление рефлекса легко получить, постепенно повышая интенсивность раздражения. При достаточно слабом раздражении может быть получен чесательный рефлекс, который исчерпывается одним-единственным сокращением. Увеличение интенсивности реакции не проявляется в увеличении частоты ритма этого рефлекса или сказывается лишь весьма незначительно, причем рефрактерный период почти не укорачивается. Оно проявляется в повышении амплитуды отдельных элементов ритмического сокращения в виде двенадцати последовательных этапов, что позволяет без труда получить двенадцать градаций величины амплитуды на двенадцати последовательных записях этого рефлекса (рис. 26). Амплитуда сокращений, наступающих в ответ на сильное раздражение, может в шесть раз превышать амплитуду сокращения, вызванного слабым раздражителем. Единичное сокращение, которое можно получить с помощью соответствующего слабого раздражения (рис. 9), не только невелико, но и замедленно; оно похоже на последнее сокращение, наступающее на исходе рефлекса, полученного после прекращения обычного раздражения. Поэтому слабый замедленный характер заключительного сокращения обычного рефлекса объясняется не утомлением, но только малой интенсивностью возбудительного процесса в данный момент.

Чесательный рефлекс, хотя и напоминающий по относительной независимости своего ритма в условиях варьированной интенсивности раздражения сердечные сокращения, отличается от сердечной деятельности изменчивостью величин отдельных своих сокращений, которая наблюдается при изменении интенсивности раздражения. Очевидно, что целью сердечного сокращения является создание давления на содержимое желудочка более высокого, чем давление в аорте, и после того как эта цель достигнута, любой дальнейший избыток давления бесполезен или вреден, так как подвергает сердце и артериальную стенку ненужному растяжению. Клиффорд Аллбутт [180] замечает: «Функция здорового сердца и артерий — обеспечить максимальное перемещение крови при помощи минимального изменения давления». Напряжение, при котором работает сердце, менее тесно связано с изменениями интенсивности раздражения, чем с собственно внутренними условиями, как например растяжением и т. д. Что же ка-

сается движения чесания, очевидно, что энергичное чесательное движение может устранить раздражающее начало скорее и совершеннее, чем движение слабое.

В случае перекрестного разгибательного рефлекса влияние увеличения интенсивности раздражения, по моим соображениям, проявляется несколько иначе. После относительно медленного и постепенного увеличения рефлекторной ответной реакции при определенной интенсивности раздражения появляется внезапное относительно значительное увеличение ответного движения. Это увеличение проявляется преимущественно в виде последствия (рис. 27). Этот рефлекс отчетливо показывает, что в проведении рефлекторного возбуждения внутренние условия имеют по сравнению с внешними более существенное значение, нежели в проведении по нервному стволу. При действии сильных раздражителей увеличение реакции благодаря последствию становится огромным.

Экстензорный толчок мне не удавалось вызвать каким-либо раздражением так, чтобы было возможно градуировать или зарегистрировать его объем. Однако на основании моих исследований действия механического раздражения специфического характера я прихожу к заключению, что интенсивность внешнего раздражения влияет на рефлекторную реакцию только в незначительной степени и что данный рефлекс весьма напоминает сердце, которое либо отвечает максимально, либо не отвечает совсем. Графические записи целой серии раздражений повторяют одна другую раз за разом, почти не изменяя своего характера.

Таким образом, в результате исследования рефлексов с конечности спинальной собаки следует, по-видимому, заключить, что в отношении возможности градуирования их величины в соответствии с градациями интенсивности раздражения существуют значительные расхождения между рефлексам различного типа. Некоторые рефлексy, например флексорный и чесательный, легко градуируются, в то время как другим это не свойственно. Различия в рефлекторном проведении могут объяснить несовпадение точек зрения отдельных исследователей этого вопроса.

Градуальность субмаксимальных эффектов в мышце и нерве при воздействии слабых раздражителей, вполне вероятно, можно объяснить тем, что эти воздействия возбуждают лишь часть мышечных волокон, в то время как максимальный раздражитель активирует все волокна данной мышцы. Представляет интерес, в какой мере этот чисто количественный момент определяет субмаксимальные ответные реакции, действуя из спинального центра. Если его составляющие элементы функционально разделены, парциальные ответные реакции могут осуществляться таким механизмом беспрепятственно, поскольку он в отношении своих физиологических компонентов множествен. Гоч [244] недавно поднял этот вопрос в весьма интересном плане. Он указал, что в электри-

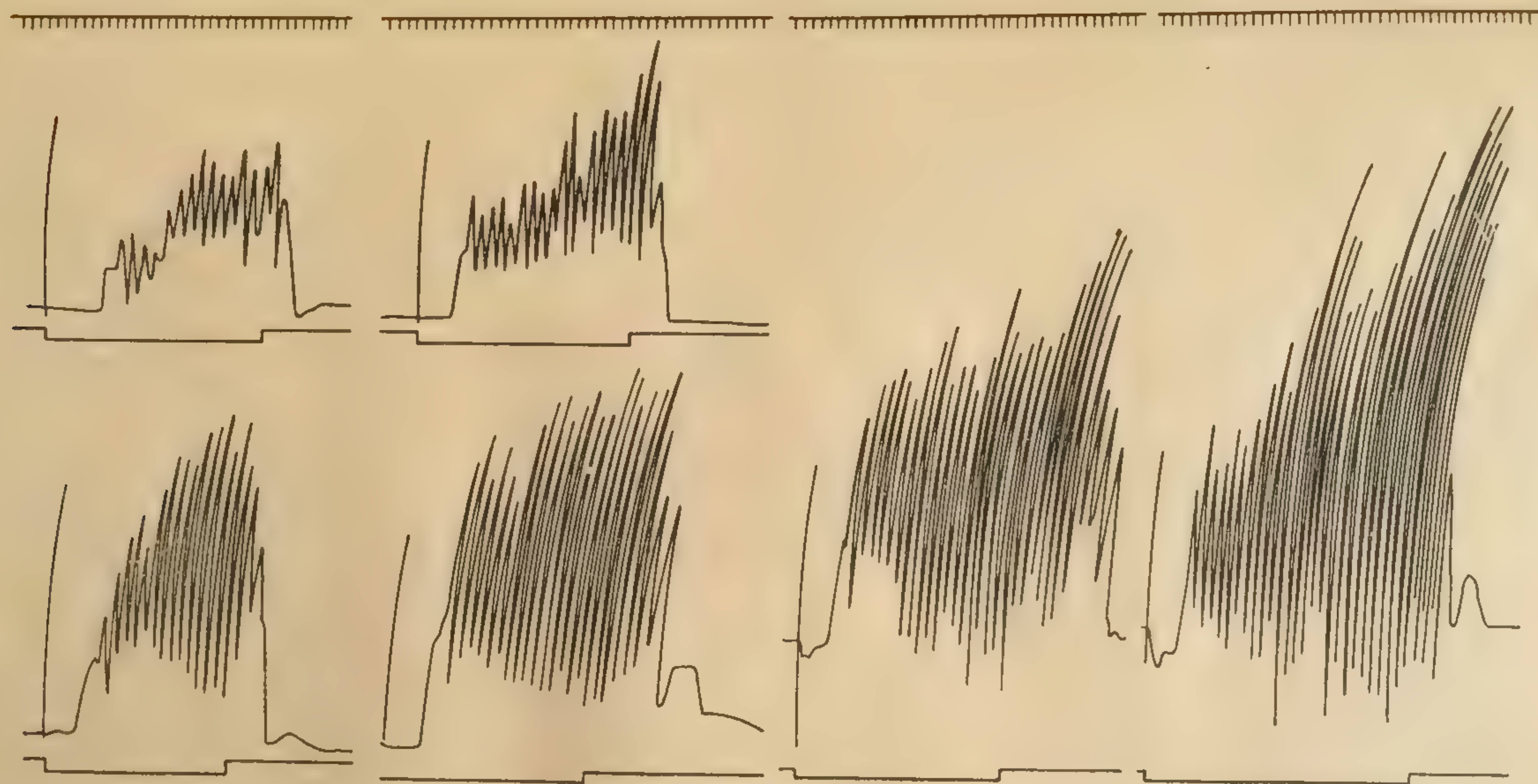


Рис. 26. Постепенное изменение величины чесательного рефлекса с помощью изменения интенсивности раздражения. Спинальная собака.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая; сигнальная линия (понижение ее — время нанесения раздражения). Рефлексы вызывались униполярной фарадизацией с помощью иглы (катод), помещенной на коже плеча. Использовались двойные удары тока с частотой 17 в секунду. Примеры взяты из серии двенадцати рефлексов, величина которых каждый раз последовательно увеличивалась. Интенсивность раздражения выражена в единицах шкалы Кронекера: 250, 350, 475, 690, 1100, 1900, 3000, 4000, 5200, 6300, 7500. На рисунке приведены второй, четвертый, шестой, восьмой, десятый и двенадцатый рефлекс всей серии. Интервалы между рефлексами 1 мин. Игла (катод) на протяжении всего опыта не смещалась.

ческом органе *Malapterurus*, у которого весь этот орган иннервируется единственным нервным волокном, интенсивность рефлекторной ответной реакции изменяется мало по сравнению с широким диапазоном реакций на раздражения возрастающей интенсивности электрического нерва *Torpedo* — образования, состоящего из многих нервных волокон. Касаясь градуальности моторных разрядов, исходящих из центральной нервной системы, он спрашивает: «Нельзя ли считать, что эта градуальность находится в тесной зависимости от числа нервных элементов, вовлеченных в реакцию, и лишь случайно во вторую очередь связана с изменениями интенсивности нервного процесса в каком-либо одном нейроне?»

То, что в спинальных рефлексах увеличение интенсивности раздражителя вызывает увеличение количества возбужденных моторных нейронов, отчетливо видно из все более обширного мышечного поля, растущего, вследствие вовлечения все новых мышц, по мере прорадиации рефлекса при более интенсивном раздражении. Это хорошо известный факт распространения, для которого Пфлюгер пытался сформулировать определенные выражающие его закономерности. В пределах одной и той же группы мышц и даже в пределах одной и той же отдельной мышцы градиация интенсивности рефлекторного сокращения, обусловленная вовлечением большего или меньшего количества моторных клеток, представляется не только возможной, но и вполне вероятной. В данном случае можно усмотреть одно из проявлений множественности. Недостаточно определенное различие между латентными периодами возросшего и начального рефлексов, упомянутое выше (лекция 1), возможно, и объясняется этим.

При очень слабых раздражениях или в состоянии спинального шока, когда имеют место лишь слабые реакции, можно без труда наблюдать частичные сокращения мышц, т. е. сокращения части волокон передней берцовой мышцы, портняжной мышцы и полуперепончатой мышцы. В подобных обстоятельствах чесательный рефлекс может приобрести форму лишь слабых дорсальных сгибаний стопы и пальцев или даже одних только пальцев. Мы сообщали о подобных явлениях выше. Они хорошо согласуются с допущением возможности частичного участия двигательного центра в чесательном и других рефлексах.

Однако нам не следует терять из виду физиологическое единство действия группы элементов, составляющих рефлекторный центр в его рефлекторной активности. Спультанная спинальная индукция (лекция 4) и пространственное распространение рефрактерной фазы в чесательных рефлексах, полученных с различных точек, показывают (лекция 2), что различные составляющие дуги типового рефлекса соединены интраспинально в некое подобие единого механизма. Далее, тот факт, что когда чесательный рефлекс получен с одной точки, рефрактерный период



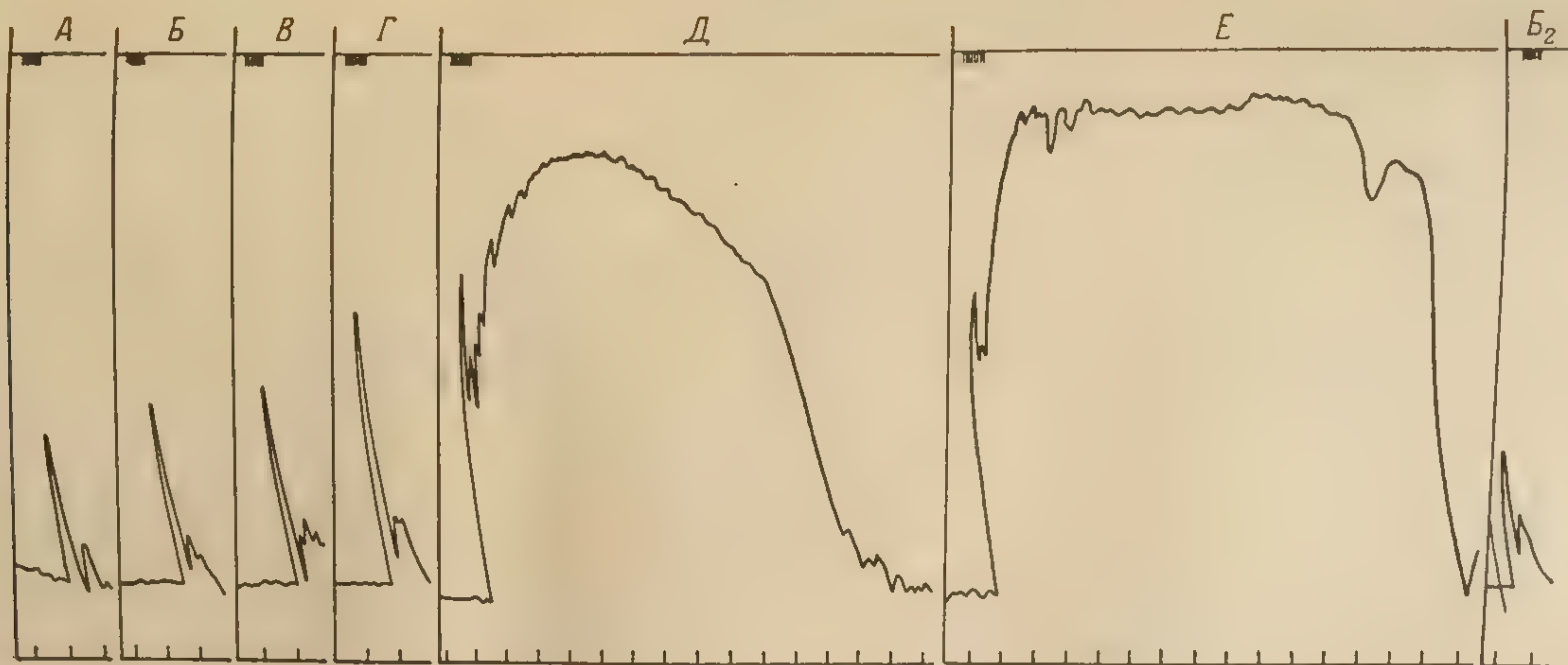


Рис. 27. Перекрестный экстензорный рефлекс, обнаруживающий градуальность интенсивности в соответствии с градуальным изменением интенсивности раздражителя. Спинальная собака.

Сверху вниз: сигнальная линия, показывающая раздражение, которое в каждом случае состояло из 12 прерывистых ударов тока с частотой 25 в секунду, наносимых с помощью иглы (катод) на кожу пальца лапы противоположной стороны (второй, индифферентный, электрод накладывался краниальнее места перерезки спинного мозга; интервал между отдельными наблюдениями составлял 2 мин.); миографическая кривая; время, в 1 сек.

	Интенсивность раздражения	Измерение рефлекса
A	475	3.5
B	560	5
B ₂	690	7
Г	890	9
Д	1100	355
Е	1400	459
Б ₂	560	4.5

Интенсивность приведена в единицах шкалы Кронекера. Запись того же животного, что и на рис. 25.

отмечается по всему интраспинальному центру рефлекса, также говорит о таком функциональном единстве. Нервные клетки, образующие центр, по-видимому, комбинируются подобно клеткам нервной сети медузы. Вероятно, ее элементы не могут прийти в возбужденное состояние изолированно друг от друга. Такая интраспинальная группа, которая вовлечена в чесательный рефлекс, должна существовать в спинном мозге. И хотя нервные клетки связаны между собой так же, как в нервной сети медузы, есть основания считать, что в рефлексах различного вида, когда чесательное движение принимает различные формы в зависимости от того, с какой точки тела оно вызвано, одна часть центра более активна при одной форме рефлекса, другая же часть — при другой его форме. Поэтому не во всех случаях в равную степень активности приводится весь механизм, и именно в этом неравенстве может играть роль количественное соотношение активных элементов. Тем не менее механизм, хотя и является анатомическим объединением отдельных составляющих, функционально представляет собою одну единицу. Такое же объединение имеет место в других рефлекторных механизмах. Даже иррадиация, которая предполагает распространение возбуждения на новые единицы, сама делает очевидным слияние отдельных элементов центра в функциональные объединения с единой направленностью. Когда во флексорном рефлексе ответная реакция распространяется от колена до бедра, это распространение не градуально, но сокращение бедра наступает внезапно, обуславливая острый шагообразный подъем кривой (рис. 45). Дело происходит не так, как если бы иррадиация постепенно достигла бы двигательных элементов центра сгибания бедра от клетки к клетке; иррадиация, вовлекая этот центр в реакцию, вызывает разряд этого центра, который, если судить по мощности его проявления, представляет собой практически разряд всего центра. Иррадируя, реакция использует центр как единое целое.

Значительная продолжительность рефлекторного разряда, достигнутая путем увеличений силы (но не длительности) внешнего раздражения, также говорит против того, что разряд увеличился только или главным образом вследствие вовлечения большего числа двигательных элементов. В сгибательном рефлексе период разряда может быть удлинён в десяток раз путем простого повышения силы раздражения без увеличения продолжительности его действия. В перекрестном разгибательном рефлексе я наблюдал удлинение периода разряда более чем в 20 раз. Это говорит о том, что градация двигательного разряда в этих рефлексах в значительной степени обусловлена градациями интенсивностей разряда отдельных элементов как таковых, из которых составляются рефлекторные центры.

Функциональное единство рефлекторного центра представляется очевидным также из того факта, что рефлекс является ин-

струментом большого числа рецепторных органов, разбросанных на относительно обширном пространстве, — пространстве, которое для сгибательного рефлекса почти совпадает и равно всей поверхности кожи конечности, и тем не менее интенсивное раздражение любого ограниченного участка этого поля способно вызвать рефлекс максимальной величины. Это возможно лишь в том случае, если весь рефлекторный центр оказывается в распоряжении данной реакции. Поэтому, как мы видели в случае чесательного рефлекса, весь двигательный центр потенциально принадлежит каждой из групп рецепторных органов, имеющих отношение к рефлексу. Центр не обязательно представляет собой объединение только двигательных клеток; будь это так, стимуляция одного двигательного корешка могла бы вызвать разряд с других двигательных корешков, отсутствие чего в действительности и иллюстрируется законом Белла—Мажанди.

Рефлекторное проведение характеризуется меньшим сопротивлением, чем проведение по нерву.

Различия, намеченные до сих пор в отношении проведения по рефлекторной дуге и проведения по нервному стволу, выявлены с помощью варьирования раздражения и других внешних условий. Не менее заметные различия проявляются при изменении внутреннего характера проведения. Не входя в этот вопрос подробно, полезно в какой-то мере затронуть его, чтобы облегчить понимание проведения в рефлекторной дуге.

Проведение по нервному стволу лишь в незначительной степени изменяется при нарушениях кровоснабжения, тем не менее время рефлекса — одна из первых реакций, которые изменяются или исчезают в условиях асфиксии. Фон Бэйер [239] нашел, что седалищный нерв лягушки сохраняет возбудимость и проводимость в течение 2—5 час. пребывания в азоте и при возобновлении доступа кислорода восстанавливает свои свойства спустя несколько минут. Бергманн (цит. по Бидерманну) установил, что остановка кровообращения ведет к подавлению всех рефлексов через 30 мин. Фервори показал, что спинальные центры стрихнинизированной лягушки в условиях прекращения доступа кислорода перестают функционировать приблизительно по прошествии часа, но быстро восстанавливают свою реактивность, если поступление кислорода возобновляется.

Бальони [293] показал, что спинальные центры лягушки, лишенные доступа крови и помещенные в азот, перестают давать рефлекс спустя примерно 45 мин., хотя в атмосфере кислорода продолжают реагировать в продолжение 20 час.

Далее, количество хлороформа или эфира, которое необходимо, чтобы подавить и полностью прекратить проведение по нервному стволу, значительно превышает количества этих же ядов, необходимых для угнетения и полного подавления церебро-спинальных рефлексов. По наблюдениям Уоллера над подавлением токов

действия в нервном стволе, для угнетения оказывалось достаточным 3% хлороформа в воздухе.

Используя не прямое сокращение икроножной мышцы кошки в качестве показателя проведения ее седалищного нерва, Мисс Саутон и я нашли, что требуется 0.3% хлороформа, растворенного в крови при 36°, для того чтобы реакция не состоялась (рис. 28).

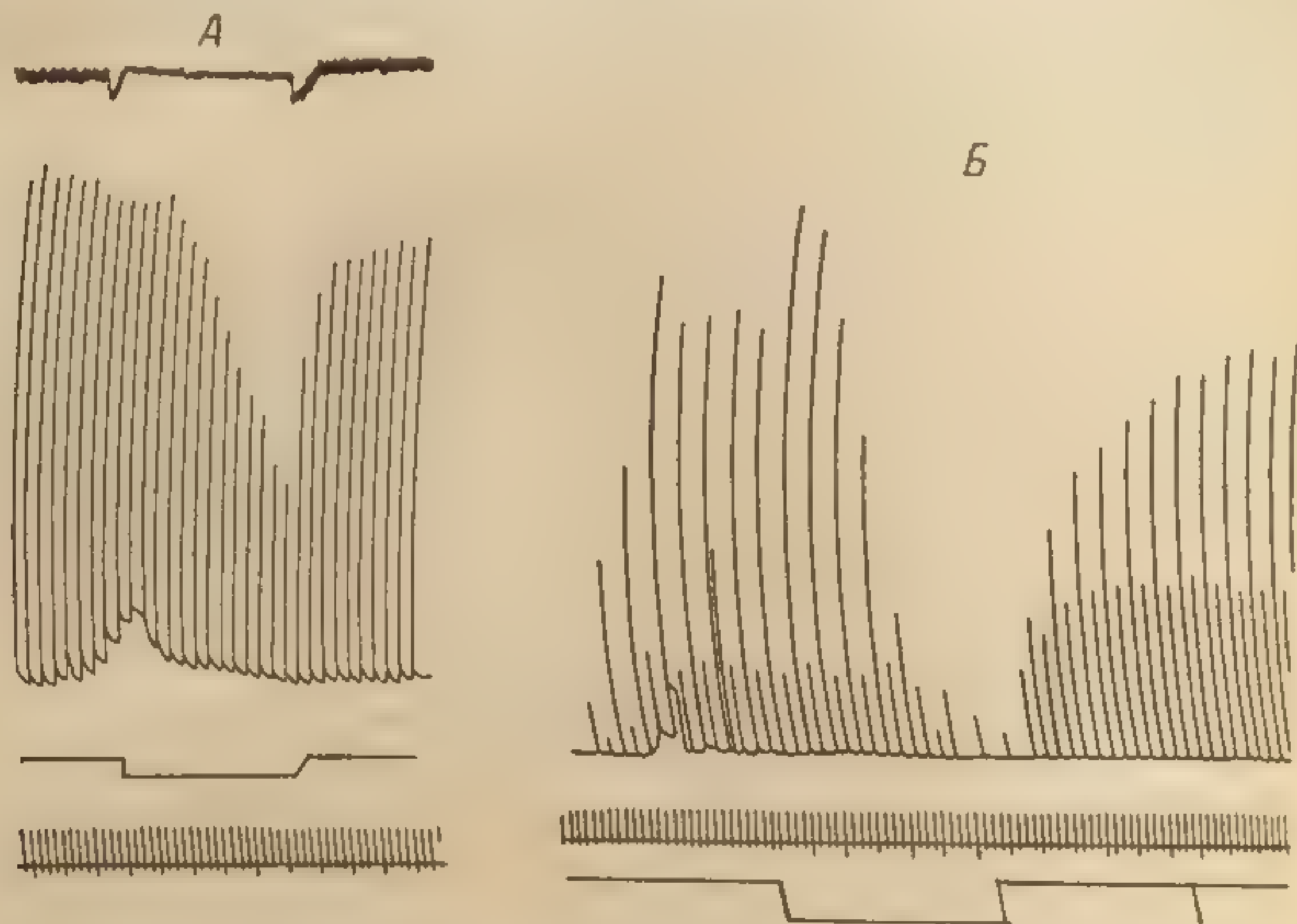


Рис. 28.

А — влияние хлороформа (0.25%) на сокращение икроножной мышцы, раздражаемой через ее нерв (задняя конечность кошки). *Сверху вниз*: давление вытекающей перфузируемой крови во введенной канюле; ответная реакция мышцы на раздражение двигательного нерва; сигнальная линия (понижение ее обозначает время перфузии крови, содержащей 0.25% хлороформа; такая же кровь, но свободная от CHCl_3 перфузировалась до и после; время, в 15 сек.; кровоток (каждый зубец указывает опорожнение капельницы, куда попадает кровь из конечности). Хлороформ уменьшает сокращения мышцы, раздражаемой через нерв, более чем наполовину; кровоток сначала уменьшается, а затем падает значительно.

В — влияние хлороформа (0.3%) на сокращения икроножной мышцы, раздражаемой попеременно — то через нерв, то непосредственно. *Сверху вниз*: ответная реакция мышцы на раздражение; время, в 15 сек.; сигнальная линия (понижение ее обозначает период перфузии хлороформом — 0.3%). Нерв до момента включения перфузирующей жидкости был невозбудим, и запись, которая начинается тотчас после прекращения перфузии, обнаруживает постепенное восстановление возбудимости. CHCl_3 в концентрации 0.3% снимает ответную реакцию мышцы на не прямое раздражение и уменьшает ее реакцию на прямое раздражение почти до нуля. Второе, четвертое, шестое и т. д. сокращения — прямая реакция мышцы; первое, третье, пятое и т. д. сокращения — ответные реакции на раздражение через нервный ствол (Саутон и Шеррингтон).

Это значительно более высокий процент, чем то количество, которое было достаточным для подавления деятельности сердца. Так как многие рефлексy исчезают в результате действия доз, которые не оказывают заметного подавляющего влияния даже на деятельность сердца, рефлекторное проведение прекращается при дозировках еще более меньших, чем те, которые прекращали проведение по нервному стволу.

Далее целый ряд агентов, как например стрихнин, тетанотоксин и т. д., которые не оказывают заметного влияния на про-

ведение по н
проведение н
зывают влия
ния, лежащу
не оказываю
их спинальн
второго ганг
перикарии бл
агентов осуще
личные синап
ностью.

Из этого п
ному стволу и
очевидным, чт
рефлекса след
торной дуге. Р
рефлекса в з
особенностями
ных нервных с
и пр.) и сущес
чинной и много
ляются в рефл
проведения да
основу для ко
реакции.

Может пок
ление отнести
ной дуге за сч
всяких функци
дует, однако, н
ное значение
Прежде всего, д
таковому в нер
разветвляется ч
нигде в другом
страстственном
по-видимому, н
установившейся
центр нейрона

В дальнейш
ства, уже упом
ведение от про
заты на утомля
спинальную ин

ведение по нервному стволу, в колоссальной степени изменяют проведение по рефлекторной дуге. Все они, по-видимому, оказывают влияние на какую-то инстанцию рефлекторного проведения, лежащую в сером веществе. Интересно задаться вопросом, не оказывают ли они, например стрихнин, действие, подобное их спинальному влиянию, как отмечено на препарате (Бете) перикарии были удалены. Если повреждающее действие этих агентов осуществляется в синапсе, следует заключить, что на различных синапсах они действуют с весьма различной интенсивностью.

Из этого перечисления различий между проведением по нервному стволу и проведением по рефлекторной дуге представляется очевидным, что определенные элементы координации простого рефлекса следует искать в особенностях проведения по рефлекторной дуге. Каждый из различных типов простого спинального рефлекса в значительной мере обладает своими собственными особенностями проведения. Хотя различия в проведении на разных нервных стволах (например, в скорости передачи импульсов и пр.) и существуют, они сводятся к нулю по сравнению с величиной и многообразием различий в проведении, которые выявляются в рефлекторных дугах. И в каждом случае особенности проведения данной рефлекторной дуги несомненно образуют основу для координации, свойственной именно этой рефлекторной реакции.

ФУНКЦИЯ ПЕРИКАРИЯ

Может показаться тенденциозным наше произвольное стремление отнести различия особенностей проведения по рефлекторной дуге за счет синапса и утверждение, что перикарий лишен всяких функций и равноценен участку нервного волокна. Следует, однако, напомнить, что две функции, имеющие весьма большое значение, вполне определенно принадлежат перикарию. Прежде всего, даже если процесс проведения в нем вполне подобен таковому в нервном волокне, он является местом, где проводник разветвляется часто в такой степени, в какой этого не происходит нигде в другом месте, так что он является узловой точкой в странственном распределении путей проведения. Кроме этого, по-видимому, нет достаточного основания сомневаться в давно установившейся точке зрения на перикарий как трофический центр нейрона.

В дальнейшем остается еще рассмотреть определенные свойства, уже упоминавшиеся выше, отличающие рефлекторное проведение от проведения по стволу нерва. Среди них нужно указать на утомляемость, облегчение, взаимодействие торможений, спинальную индукцию. Однако это будет удобнее сделать при

рассмотрении усложнения рефлексов. Одно же свойство, которое мы не рассматривали, можно с успехом рассмотреть сейчас. Это свойство — торможение.

РЕЦИПРОКНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ

В качестве конечного эффекта некоторых рефлексов, например чесательного рефлекса, вслед за фазой возбужденного состояния наступает состояние невосприимчивости к возбуждению — рефрактерная фаза. Эта рефрактерная фаза, если мы попытаемся уложить ее в класс физиологических явлений, к которым она, очевидно, должна принадлежать, является состоянием торможения. Чесательный рефлекс поэтому представляет собой рефлекс, где внешнее раздражение вызывает в качестве конечного эффекта фазу возбуждения, за которой следует тормозная фаза, причем если раздражение не прекращается, такая последовательность повторяется много раз. Если мы обозначим возбуждение как конечный эффект знаком «плюс», а торможение как конечное проявление знаком «минус», то такой рефлекс, как чесательный, может быть назван рефлексом двойного знака, поскольку в нем развивается конечное возбуждение, а затем конечное торможение даже во время действия возбуждающего раздражителя.

Имеется другой обширный класс рефлексов, где конечный эффект состоит как из состояния возбуждения, так и из состояния торможения, однако тормозное состояние не следует за состоянием возбуждения и не локализуется в том же месте, где локализуется возбуждение. Оно наступает одновременно с последним в ином месте. Обычный флексорный рефлекс задней конечности спинальной кошки или собаки является рефлексом этого типа. Конечный эффект рефлекса обеспечивается двумя группами мышц, сокращение которых происходит в противоположном направлении в одних и тех же суставах. Эта противоположность устраняется на стадии конечного эффекта рефлекса, заключающейся в возбуждении двигательного нерва, направляющегося к сгибателю, при подавлении или ограничении возбуждения (центральное торможение) двигательного нейрона разгибателя. Подобный рефлекс является рефлексом двойного знака, однако в то время как чесательный, мигательный и другие рефлекс представляют собой рефлекс последовательного двойного знака, флексорный рефлекс и рефлекс этого типа, как например перекрестный разгибательный рефлекс, суть рефлекс одновременного двойного знака.

Формы, в которых осуществляется это центральное торможение, могут быть представлены наилучшим образом некоторыми наглядными примерами.

Простой рефлекторный механизм, рассмотренный в плавательном колоколе медузы, дает мало возможностей для понимания

организации пространственной координации, которая преобладает в более сложных механизмах. Во многих случаях тело или некоторые его части могут быть активно приведены в движение не только в одном направлении, но в двух и более направлениях, полностью или частично противоположных друг другу. Поэтому мускулатура обычно разделена на различные обособленные образования, называемые мышцами. Сокращение одной мышцы или группы мышц производит движение в одном направлении; сокращение другой производит движение в другом направлении. Примеров тому множество у позвоночных и членистоногих в движениях конечностей, шеи, хвоста и т. п.

Рефлекторная координация заставляет отдельные мышцы, сокращения которых воздействуют синхронно, например на один из рычагов, сокращаться вместе, хотя и в разных местах, что обеспечивает одно окончательное движение. Иными словами, координация приводит к возбуждению синергистов. Однако во многих случаях ее роль еще более значительна. Там, где две мышцы могли бы действовать как антагонисты, рефлекторная дуга вместо активизации только одной из двух мышц подавляет активность другой (тонической или ритмической). Последнее — пример тормозящего действия.

Классическими примерами торможения являются влияния вагуса на сердце и барабанной струны на кровеносные сосуды подчелюстной области. В этих случаях раздражение дистального конца периферического нерва подавляет сокращения сердечной мускулатуры и соответственно мускулатуры кровеносных сосудов. Когда подчелюстная железа рефлекторно приводится в активное состояние, это сопровождается угнетением тонического состояния мышечной оболочки артерий железы с одновременным повышением секреторной активности железистых клеток. Два рефлекторных акта: один — подавляющий деятельность одной ткани, другой — облегчающий деятельность другой ткани, взаимно способствуют друг другу и комбинируются в одном рефлекторном действии, являясь примером рефлекторной координации, вполне сопоставимой с координацией, когда одна из мышц антагонистической пары выключается из движения, в то время как другая в это движение вводится.

Как в этом, так и в некоторых других случаях взаимосочетания тормозных реакций и задерживающих влияний первичной регуляции антагонистических мышц торможение — явление периферическое. Это значит, что раздражения периферического отрезка перерезанного нерва само по себе уже достаточно, для того чтобы вызвать торможение. Примеры этому можно наблюдать на клешне *Astacus* и на мышце, отворяющей раковину двусторчатого *Anodon*. У *Astacus*, как это хорошо известно (Рише [98]), Бидерманн [109], Пиотровский [141]), раздражение дистального конца перерезанного периферического нерва в со-

ответствующих условиях вызывает расслабление запирающей мышцы и в то же время сокращение открывающейся мышцы. Это можно сравнить с раздражением дистального конца перерезанной барабанной струны, которое вызывает расслабление мышечной оболочки артерий подчелюстной железы и в то же время секрецию железистых клеток.

Мышцы клешни *Astacus* — поперечно исчерченные, и все явление интересно еще и как пример координации деятельности двух антагонистических мышц скелетного типа, осуществляющейся периферическим торможением одной мышцы по тому же нервному стволу, по которому вызывается активное сокращение другой. Однако подобная же координация скелетной мускулатуры позвоночных проявляет свое тормозное действие не на периферии, но в первых центрах. Она осуществляется в сером веществе центральной нервной системы.

Если спинной мозг пересечен крапильнее поясничной области, рефлекторные движения задней конечности можно изучать с гораздо более стабильными результатами после того, как минует период шока. Электрическое раздражение, нанесенное на кожу конечности, вызывает практически одинаковые движения поднятия лапы. Сгибательный рефлекс, как он проявляется у спинальной собаки, состоит из сгибания колена, бедра и ступни.

Афферентные волокна от каждого (даже небольшого) участка кожи лапы не вступают в спинной мозг совместно в виде очень небольшого комплекса в каком-либо одном волокне афферентного корешка, но рассеиваются и вступают в спинной мозг через ряд корешков [139], принадлежащих не к одному, а к двум или даже к трем соседним афферентным спинальным корешкам. Эти афферентные волокна, вступив в спинной мозг, отчетливо делятся по принципу, который хорошо известен со времен исследований Нансена, Рамона-и-Кахала, Ван-Гехухтена, фон Ленгоссека и др. Коллатерали и терминальные окончания волокон должны как бы отыскивать соответствующие моторные клетки упомянутых выше сгибательных мышц и, что следует из сказанного, не затрагивать моторных клеток других мышц, например разгибателей.

Увеличение интенсивности раздражения кожи плантарной поверхности стопы в моей практике не вызывало, так сказать, распространения действия спинального рефлекса от мускулатуры сгибательной к мускулатуре разгибательной. По мере того как сила раздражения увеличивалась начиная от минимальной количество флексоров, мобилизуемых в движении конечности, увеличивалось и реакция раздражения в другие области тела, например в разгибающие мышцы контралатеральной задней конечности. Мышцы, уже занятые в слабом ответном движении, с увеличением интенсивности раздражения сокращаются сильнее, но я не видел, чтобы при этом вовлекались мышцы, разгибающие саму гомолатеральную заднюю конечность. Таким образом, этот

флексорный рефлекс конечности хотя и способен обусловить разную интенсивность сокращения ее сгибательной мускулатуры, по-видимому, не в состоянии вызвать возбуждение разгибательной мускулатуры.

Было бы ошибкой, однако, предположить, что дело при этом обходится без прямого влияния на экстензорную мускулатуру. Такое предположение могло бы возникнуть после нашего утверждения о том, что распределение афферентных проводников рефлекса ограничивалось исключительно двигательными флексорными нейронами, а не нейронами разгибательных мышц. Однако двигательные нейроны разгибательных мышц не безразличны по отношению к импульсам, приходящим по этим афферентным путям. Наоборот, можно показать, что, как правило, они с легкостью воспринимают их.

Чтобы исследовать это, рассмотрим рефлекс и тонус мышцы, разгибающей колено. После перерезки у собаки и кошки спинного мозга в грудном отделе легко убедиться, что вслед за тем, как прошли явления шока, разгибательные мышцы колена обладают еще значительным тонусом. Спинальный тонус — это рефлекс, и уже было показано [304], что рефлекторный тонус мышцы голени и широкой медиальной мышцы кошки обуславливается в конечном счете афферентными нервами, начинающимися в этих мышцах.

Рефлекторная дуга, при посредстве которой возникает и поддерживается тонус, начинается в этих мышцах и в них же оканчивается. Коленный рефлекс у спинальных кошки и собаки вызывается легко. Мышцами, которые сокращаются при постукивании по сухожилию коленной чашечки, у этих животных являются *m. vastus medialis* и *m. crureus* [136]. Однако коленный рефлекс у этих животных возможно получить только тогда, когда существует рефлекторный спинальный тонус. Степень выраженности рефлекса варьирует *pari passu* со степенью выраженности этого тонуса. Перерезка афферентных нервов упомянутых мышц уничтожает их тонус и вместе с этим делает невозможным получение коленного рефлекса, точно так же как в случае перерезки двигательных нервов этих мышц.

Таким образом, коленный рефлекс, как и сам спинальный тонус, зависит от целостности спинальной мышечной рефлекторной дуги. Однако не принято рассматривать коленный рефлекс как рефлекторное действие (Вестфаль, Уоллер и др.); отсюда термины «коленный феномен», «коленный бросок» и т. д. Основным доводом, служащим для отрицания подлинно рефлекторной природы реакции, является то, что латентный период ее короче, чем латентный период других реакций, рефлекторная природа которых не подлежит сомнению. Латентный период коленной реакции, как показали исследования Уоллера [131], Гоча [167] и др., составляет около 10 сигм, в то время как самый короткий

латентный период, определенный Экспером [59] для мигательного рефлекса, составлял 45 сигм, а Фр. Франком для спинального рефлекса — около 17 сигм. Латентное время коленной реакции только немного больше, чем время непосредственного возбуждения самой разгибательной мышцы.

Если мы будем рассматривать коленную реакцию не как «истинный» рефлекс, но как «прямой» ответ мышцы, мы должны предположить, что рефлекторный тонус мышцы — обстоятельство, которое необходимо принять во внимание в качестве непрямого условия для коленной реакции, — в такой степени повышает прямую возбудимость мышцы, что эта последняя отвечает сокращением на внезапное легкое растяжение ее, вызванное ударом по сухожилию. Однако ни один экспериментатор не сумел убедительно показать, что искусственное раздражение двигательного нерва приводило бы к подобному повышению прямой возбудимости мышцы. Более того, Гоч [167] нашел, что мышца в состоянии тонуса не обнаруживала никакого другого признака повышенной возбудимости, кроме того, что она теперь давала реакцию, подобную коленной.

В качестве довода против рефлекторной природы коленной реакции выдвигалось то обстоятельство, что сокращение мышцы во время реакции является простым подергиванием. Сокращение при этом длится не долее, или едва ли долее, чем подергивание мышцы, наступающее в ней в ответ на одиночное раздражение, например на удар индукционного тока. Все рефлекторные сокращения обычно рассматриваются как тетанические. В основном это совершенно справедливо. Это именно то, что должно наступать вследствие значительной роли суммации раздражений при получении рефлексов. Однако экстензорный толчок, рефлекторная природа которого несомненна, оказывается при измерении таким же кратковременным, как и коленная реакция. Временные соотношения этого рефлекса приводились выше. Интересно, что этот кратковременный рефлекс, как и коленная реакция, в качестве поля своего действия использует разгибательные мышцы задней конечности. Таким образом, кратковременность периода сокращения в коленной реакции не является достаточным доказательством, чтобы отвергать здесь рефлекс.

Коленная реакция, рефлекс она или не рефлекс, поскольку она является показателем рефлекторного тонуса разгибательных мышц, служит мерой влияния, если таковое имеет место, которое разгибательный рефлекс оказывает на экстензоры конечности. Выше говорилось, что экстензоры не включаются в сокращение этим флексорным рефлексом. Поэтому флексорная реакция может или оказаться нейтральной к ним, оставив их в условиях, в которых они пребывают, без влияния, или же затормозить и подавить их рефлекторную активность, даже в том случае, если эта активность в данный момент проявляется только в виде тонуса.

Если сухожилия мышц, сгибающих колено, отделить от места их прикрепления в дистальном пункте (колени) и затем в то время, когда колено пассивно удерживается в состоянии почти полного или полного разгибания, вызвать флексорный рефлекс, например электрическим раздражением лапы, разгибательные мышцы выше колена тотчас теряют свой тонус и расслабляются, что легко устанавливается пальпаторно [304]. В тот же момент видно, как обнаженные и освобожденные сгибательные мышцы начинают сокращаться. Это означает, что один и тот же возбуждающий стимул, рефлекторно заставляя флексоры сокращаться, прекращает рефлекторное тоническое сокращение экстензорных мышц. Если коленная реакция вызывается через регулярные и короткие интервалы, подаваемые, например, метрономом, и если параллельно этому вызывать флексорный рефлекс уже после отделения сгибательных мышц от места их прикрепления к колену, коленную реакцию получить не удастся или она оказывается значительно ослабленной сразу после наступления рефлекторного сокращения подколенных мышц (рис. 29). Временами создается впечатление, что это торможение коленного броска наступает даже раньше, чем рефлекторное сокращение флексоров. Это отмечается иногда в тех случаях, когда раздражитель настолько слабый, что не в состоянии вызвать отчетливого сокращения флексоров. Таким образом, в сгибательном рефлексе возбуждение флексорных мышц сопровождается торможением антагонистических экстензорных мышц. Это имеет место как в отношении рефлекторного тонуса экстензоров, так и в отношении их ответной реакции на раздражение (легкий удар по сухожилию или мышце), которое обычно возбуждает их.

Аналогичная реакция наблюдается после удаления полушарий мозга и *thalamencephalon*. После удаления этих структур наступает «децеребрационная ригидность» [304, 182]. Одним из проявлений этого состояния является повышенный тонус разгибательных мышц колена, которое удерживается в состоянии резкого разгибания. В то же время коленная реакция приобретает необычайную степень выраженности. Если в этих условиях колено освобождается от сгибателей и соответствующим способом вызывается флексорный рефлекс (например, возбуждением плантарной поверхности), коленный сустав тотчас же расслабляется, и если теперь попробовать испытать коленную реакцию, то оказывается, что вызвать ее или совсем невозможно, или она весьма невелика (рис. 29).

Точно так же если вместо коленного рефлекса или рефлекторной ригидности децеребрированного животного в качестве теста состояния экстензорных дуг во время флексорного рефлекса мы воспользуемся рефлексом, названным нами экстензорным толчком, мы получим тот же результат, говорящий о временном выключении экстензорных дуг. В момент осуществления флек-

сортного рефлекса экстензорный толчок вызвать труднее. Если флексорный рефлекс совсем слаб, экстензорный толчок получить возможно, он преодолевает препятствия. Однако этого не случается, если флексорный рефлекс обладает достаточной или значительной интенсивностью. Рефлекс, называемый экстензорным толчком, — исключительно мощная реакция: у спинальной собаки он в состоянии приподнять все ее тело над землей и протолкнуть его вперед. И тем не менее ни одним из обычных способов нельзя этого сделать, пока осуществляется флексорный рефлекс даже умеренной интенсивности. И только после завершения последнего его можно вызвать снова. Представляется, таким образом, что во флексорном рефлексе, как и в других упоминавшихся выше

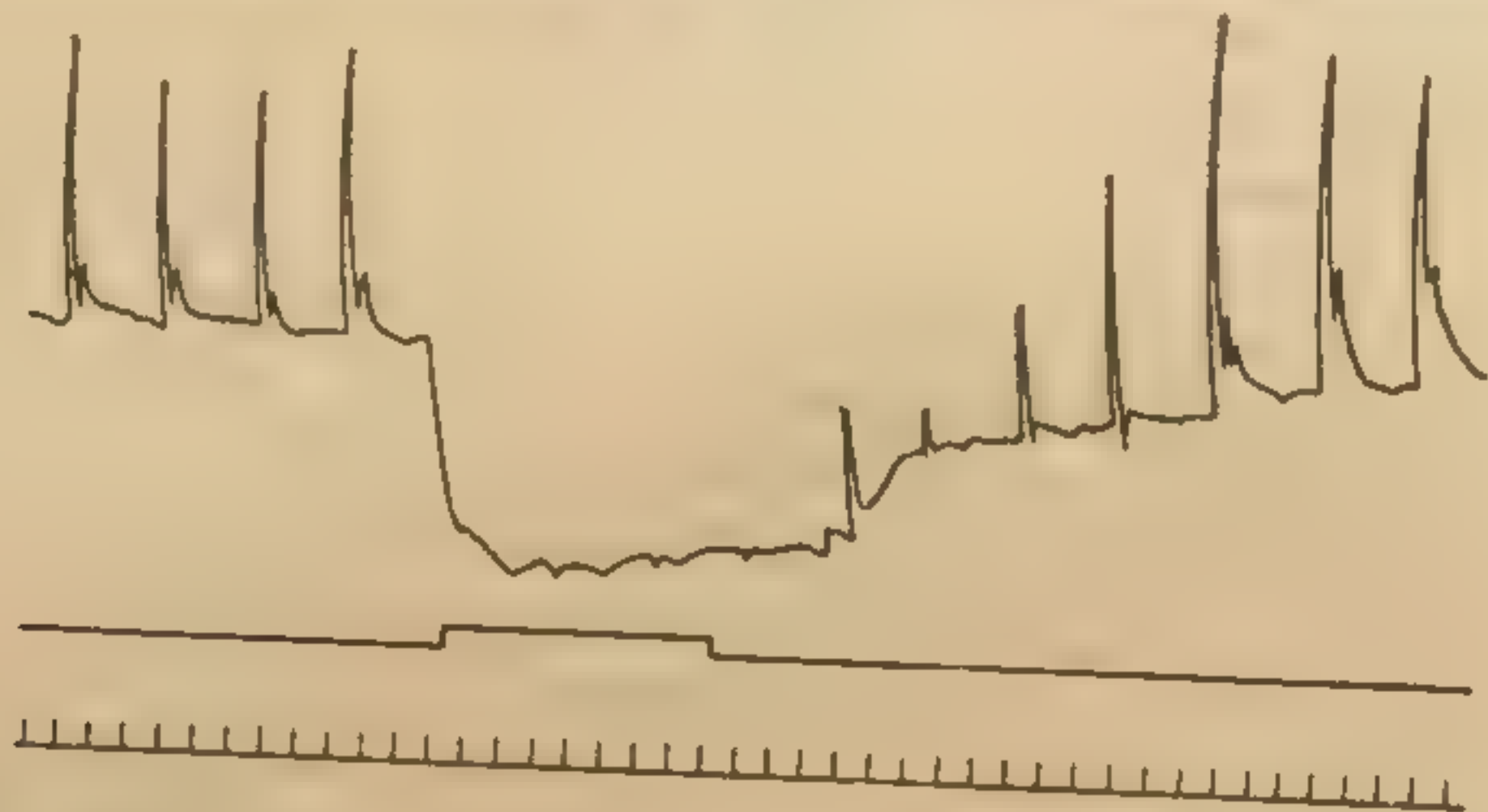


Рис. 29. Рефлекторное торможение коленной реакции.

Сверху вниз: запись движений препарата мышц, разгибающих колено, с серией реакций, получаемых при каждом ударе метронома; сигнальная линия (подъему линии соответствует слабая фарадизация центрального конца подколенного нерва); время, в сек. При нанесении раздражения тонус разгибателей сразу падал, и вместе с тем коленный рефлекс временно исчезал. После прекращения тормозящего импульса тонус и коленный рефлекс быстро восстанавливались, и последний становился более живым, чем до торможения.

рефлексах, участником рефлекторной реакции является тормозный процесс, так что торможение идет бок о бок с возбуждением мышц, противоположных по действию тем, которые тормозятся.

Такой взгляд, что тормозный процесс в этих рефлексах является симультанным дополнением процесса возбуждения, подкрепляется следующим наблюдением над флексорным рефлексом. Отчетливым признаком этого рефлекса является сгибание в колене. Для сопоставления торможения и возбуждения использовались обе задних конечности, причем опыт ставился таким образом, что на одной из них движения могли осуществлять только сгибатели колена, а на другой — только разгибатели. Раздражители, вызывавшие рефлекс, наносились либо на симметричные точки кожи, либо на симметричные афферентные нервы, насколько это возможно на симметричные участки по ходу последних. Для сравнения раздражения на обеих сторонах были одинаковы.

После этого исследовались рефлексы соответственно с каждой стороны.

1) Флексорный рефлекс имеет кожное рецептивное поле, размер которого хотя и велик, но характерен для этого рефлекса. По моим наблюдениям, на описанном выше препарате область кожи, с которой получается возбуждение (сокращение), и область, с которой получается торможение, — одна и та же. Стигматическая униполярная фарадизация точки кожи пальца правой ноги вызывает сокращение флексоров колена одноименной конечности, а точно такое же раздражение с левой стороны вызывает торможение экстензоров колена соответствующей конечности. Далее, такое же раздражение кожи передней лапы (в моих опытах вызывающее больший эффект на конечности противоположной стороны, чем одноименной) вызывает сокращение сгибателей противоположного колена; раздражение же соответствующей области кожи передней конечности противоположной стороны приводит к расслаблению разгибателей контралатерального колена.

2) Что касается раздражителей неэлектрической природы, то, как я уже говорил, не всякий раздражитель, приложенный к коже в пределах, соответствующих флексорному рефлексу, в состоянии вызвать таковой. Кожные раздражители, которые этот рефлекс вызывают, могут быть названы вредящими [252], например укол, сильное сдавливание, нагревание до боли (тепловой луч) и химические вещества. Прикосновение, безболезненное давление, потирание и т. п., хотя и эффективны для многих рефлексов, например для экстензорного толчка, чесательного рефлекса, рефлекса с ушной раковины и других, в моих опытах описываемого рефлекса не вызывали. Раздражители, которые вызывали его, например с плантарной поверхности, будучи приложены к стороне, на которой интактными оставались одни сгибатели, вызывали сокращение этих мышц, тогда как приложенные к соответствующему участку другой стороны, где интактными оставались только разгибатели, вызывали их расслабление.

3) Ветвь нерва, аналогичная той, которая при фарадизации возбуждает на флексорной стороне сгибательные мышцы (сокращение), при фарадизации на экстензорной стороне тормозит сокращение разгибателей (расслабление). Это сопоставление проводилось не только на кожных нервах, но и на нервах мышц, сгибающих колено, и нервах икроножных мышц. 4) Флексорный рефлекс, хотя и обнаруживает отчетливую способность к суммации последовательных раздражений, по моим наблюдениям, отличается от многих других рефлексов, как например экстензорного толчка, чесательного рефлекса, рефлекса с мочки уха, в том отношении, что он вызывается довольно легко одиночным ударом тока. Этот раздражитель может быть приложен или к поверхности кожи в пределах рецептивного поля рефлекса, или к соответствующему афферентному нерву, кожному или мышеч-

ному. Когда это производится на препарированных конечностях, одиночный индукционный удар, нанесенный на флексорной стороне, вызывает короткое рефлекторное сокращение этих мышц; аналогичное раздражение на экстензорной стороне приводит к кратковременному рефлекторному торможению разгибательных мышц.

5) Флексорный рефлекс в противоположность экстензорному толчку, рефлексу с мочки уха и другим мне без труда удалось получить, попеременно включая и выключая постоянный ток. В этом случае рефлекс на экстензорном препарате проявлялся в торможении точно так, как он проявлялся в сокращении на флексорном препарате. При соответствующей силе раздражения выключение нисходящего тока, как причина торможения, более эффективно, чем включение; и наоборот в отношении восходящего тока, что аналогично последовательности явлений при сокращении. По сравнению с чесательным рефлексом, флексорный рефлекс можно с большей стабильностью также поддерживать, пропуская постоянный ток. В этом отношении он напоминает вазомоторные и дыхательные рефлексы, изученные Грюциером [77] и Лангендорфом и Олдагом [147], а также ощущения, которые в тех же условиях возникают в нас самих. Это представляет интерес, если вспомнить связь между ноцицептивными рефлексами и ощущениями болезненности. В случае, когда постоянный ток прикладывается к конечности с отпрепарированными экстензорами, торможение развивается в них так же, как развивается сокращение во флексорах, когда ток прикладывается к конечности, где отпрепарированы флексоры.

6) Латентный период флексорного рефлекса короток. Эта особенность обнаруживается как в торможении экстензоров, так и в сокращении флексоров. Значительные различия в латентных периодах флексорного рефлекса, как и в других рефlekсах, могут быть получены независимо от состояния рефлекторных препаратов с помощью варьирования внешних раздражений по силе, внезапного варьирования один и тот же и по природе и по интенсивности как при испытании рефлекторного торможения, так и при испытании рефлекторного сокращения. Так, я нашел, что в случае сильных раздражений латентный период для торможения составлял 32 сигмы, что только немного короче самого короткого латентного периода для сокращения, который я когда-либо наблюдал в подобных условиях. Применяя слабые раздражения, я в отдельных случаях наблюдал латентный период, составляющий 400 сигм для торможения и сокращения.

7) Хорошим критерием для сравнения рефлекторного торможения и рефлекторного сокращения во флексорном рефлексе, вызванном прерывистым раздражением, является число суммированных раздражений, необходимых для возникновения реф-

Рис. 30. Флексорный рефлекс на конечности (B).

См. рисунок 30. Здесь в виде серых точек на электрограмме кривая сокращения, а в 1 секунду наблюдения записаны послеположительные явления.

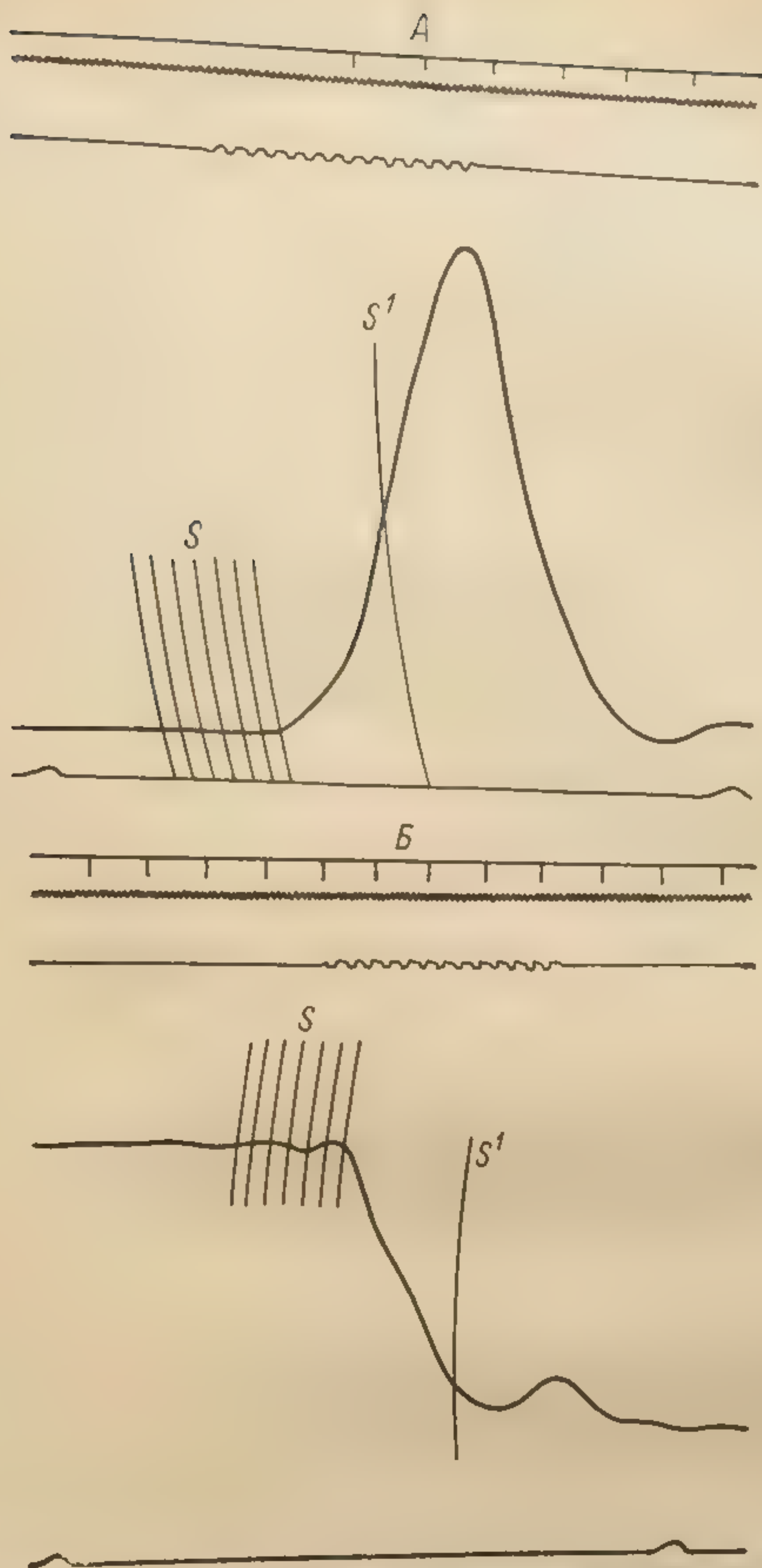


Рис. 30. Флексорный рефлекс в форме сокращения (возбуждения) сгибательных мышц колена (А) и в форме расслабления (торможения) разгибателей колена (В). Раздражаемый афферентный нерв является ветвью медиального нерва голени ниже колена.

Сверху вниз на А и В: время, в 0.1 и 0.01 сек.; сигнальная линия (раздражение осуществлялось в виде серии прерывистых ударов индукционного тока, число и частота которых отмечены на электромагнитной записи выключения и включения постоянного тока, питающего первичную катушку индуктора с помощью вращающегося ключа; расстояние вторичной катушки от первичной оставалось одним и тем же в обоих наблюдениях); миографическая кривая (вертикальные штрихи S и S' соответствуют началу и прекращению раздражения, а также указывают подачу первых шести раздражений, следующих за S); время, в 1 сек. Наблюдение, приведенное на В, было сделано на том же препарате, что и наблюдение на А, но спустя примерно 4 мин. На А шесть раздражений были поданы до наступления рефлекторного сокращения; точно так же на В шесть раздражений оказались посланными до того, как началось рефлекторное расслабление. Интенсивность раздражающих ударов была мала, вследствие чего латентный период относительно велик.

лекса, который проявляется, с одной стороны, в виде сокращения флексоров, с другой — в виде расслабления экстензоров. Количество отдельных последовательных раздражений, необходимых для того, чтобы рефлекс начался, тем меньше, чем больше величина каждого отдельного раздражения [57].

При сравнении на одном и том же препарате суммации, происходящей во время рефлексорной реакции тормозного характера (расслабление разгибателей колена одной конечности), и суммации во время рефлексорного сокращения сгибателей колена другой конечности обнаруживается полное соответствие. Количество необходимых раздражений в обоих случаях часто было одним и тем же, хотя наблюдения делались последовательно, сначала на одной, а затем на другой конечности. Рис. 30 и 31 иллюстрируют такие пары и степень соответствия между ними.

8) Динамика флексорного рефлекса, как видно из миограммы, отличается от таковой некоторых других рефлексов конечности, в особенности от экстензорного толчка и чесательного рефлекса. Продолжительность флексорного рефлекса в большей степени соответствует продолжительности вызывающего его раздражения. Если последнее весьма непродолжительно и интенсивность его мала, на миограмме отмечается лишь кратковременное развитие реакции, наступающее после прекращения внешнего раздражения. Путем изменения интенсивности раздражения флексорный рефлекс может быть градуирован по амплитуде. Эта градуальность, по-видимому, относится не только к амплитуде сокращения флексоров при нанесении раздражения на конечность с интактными сгибателями колена, но также и к амплитуде расслабления, когда раздражение наносится на конечность с интактными разгибателями.

Это соответствие подтверждает точку зрения, что рефлексорное торможение (расслабление) и рефлексорное возбуждение являются составляющими одной и той же рефлексорной реакции, и хотя они и противоположны по направленности, но координированы в качестве реципрокных факторов в одной объединенной ответной реакции.

В перекрестном разгибательном рефлексе эта реципрокная иннервация проявляется в торможении сгибателей при одновременном сокращении разгибателей. Этот рефлекс легко получается при раздражении противоположной стопы. Рычажок миографа, записывающий сокращение одной из сгибающих колено мышц, изолированной в качестве типичной для всей группы, отмечает более быстрое расслабление, прерывающее рефлексорное сокращение (рис. 32). Скорость, с которой происходит и завершается торможение, та же, что и скорость, с которой осуществляется рефлексорное сокращение. Однако нередко приходится отмечать, что вызванное таким образом расслабление в момент сокращения не снижает последнее до нуля (рис. 32). В таких случаях сокращение уменьшается внезапно с высокой интенсив-

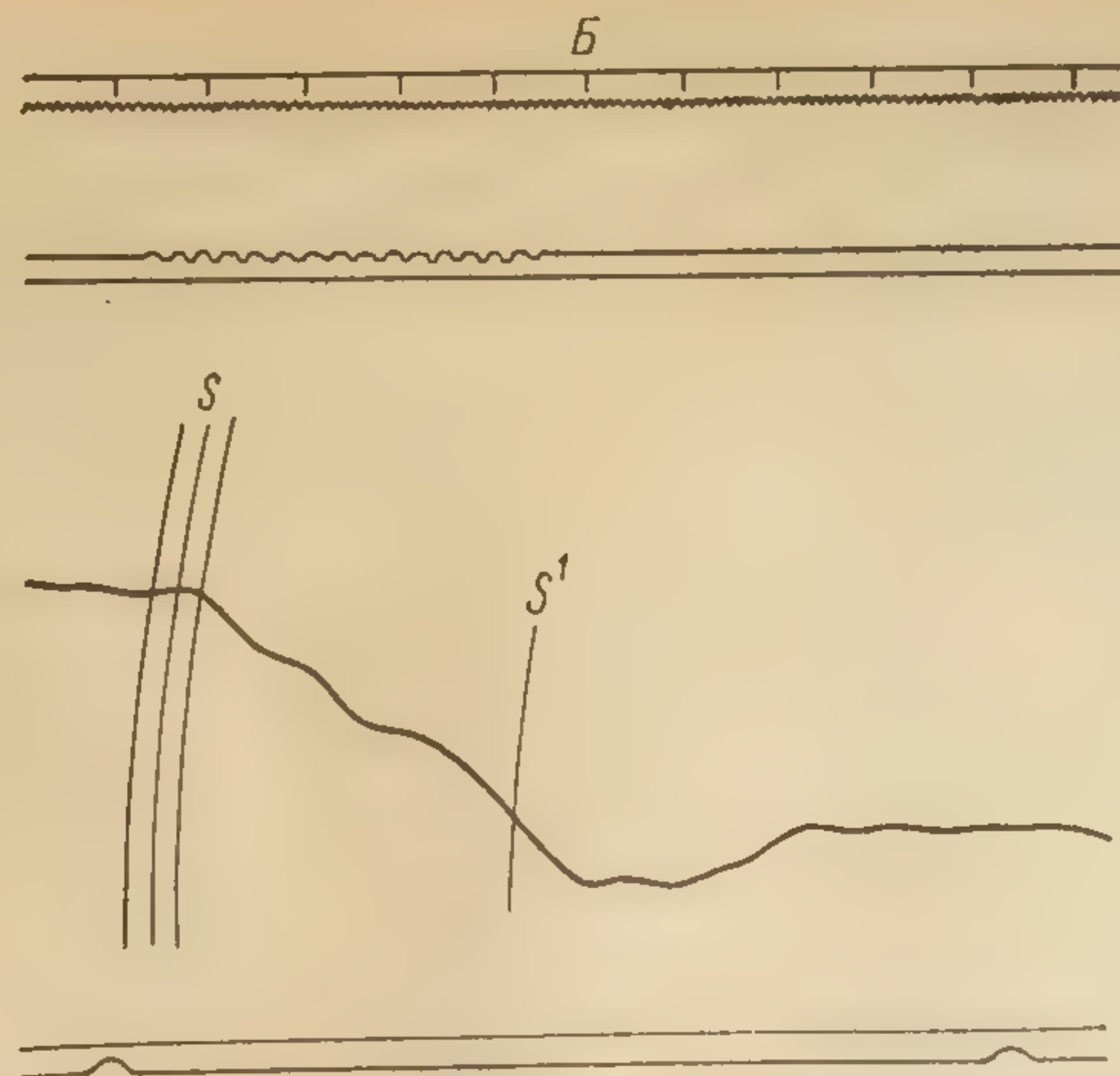
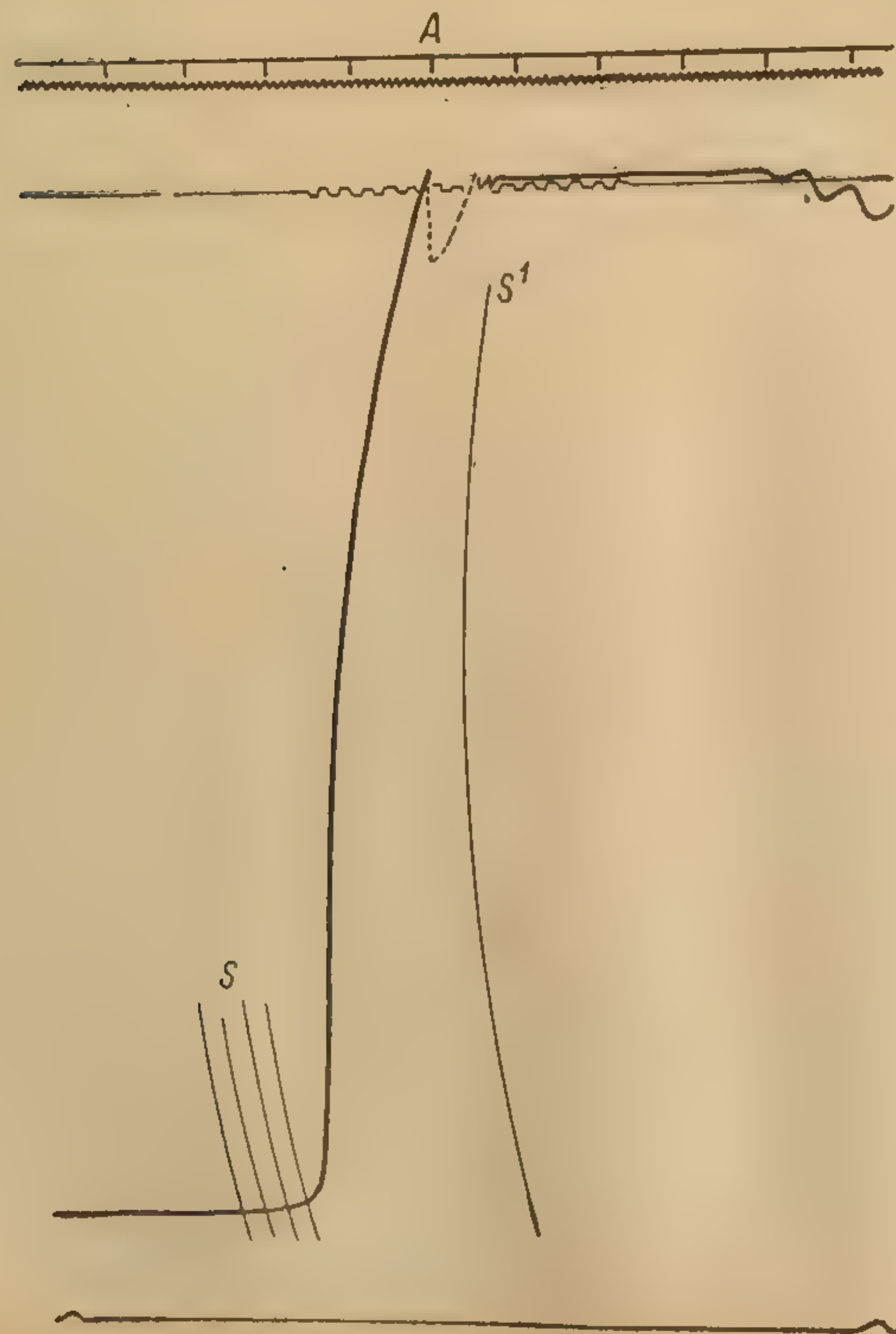


Рис. 31. Флексорный рефлекс в форме рефлекторного сокращения (возбуждения) сгибательной мышцы колена (А) и в форме рефлекторного расслабления (торможения) разгибательной мышцы колена (В).

Обозначения те же, что на рис. 30. На А вертикальные штрихи также указывают посылку трех первых раздражений после S; на В — первых двух раздражений после S. Условия опыта те же, что на рис. 30; кроме того, вторичная катушка индуктора ближе к первичной, отчего раздражения более интенсивные. Поэтому латентные периоды короче, чем в паре наблюдений, воспроизводимых на рис. 30. На А первые три раздражения попадают на латентный период; на В на латентное время попадают только два раздражения. Рефлекторное сокращение более сильное и продолжительное, чем в случае более слабых раздражений (рис. 30). (Рычажок миографа на верхнем своем пределе уперся в держатель электромагнитного отметчика, отчего последующая запись задержалась, пока рычажок снова не опустился).

ности до более низкого уровня; при этом остаточное сокращение не исчезает. Возможно, что эта более низкая ступень соответствует иному функциональному состоянию, когда мышца используется только как элемент опоры для рычагов, приводимых в движение другими мышцами, которые заменят данную в ее прежней роли главного двигателя. Я сталкивался с описанным явлением наиболее часто в условиях, когда к миографу прикреплялось обнаженное и отделенное сухожилие полусухожильной мышцы собаки.

Интересно, что когда тормозящий раздражитель сильный, то вследствие расслабления экстензорных мышц длина их превышает таковую в момент начала перекрестного рефлекса (рис. 33).

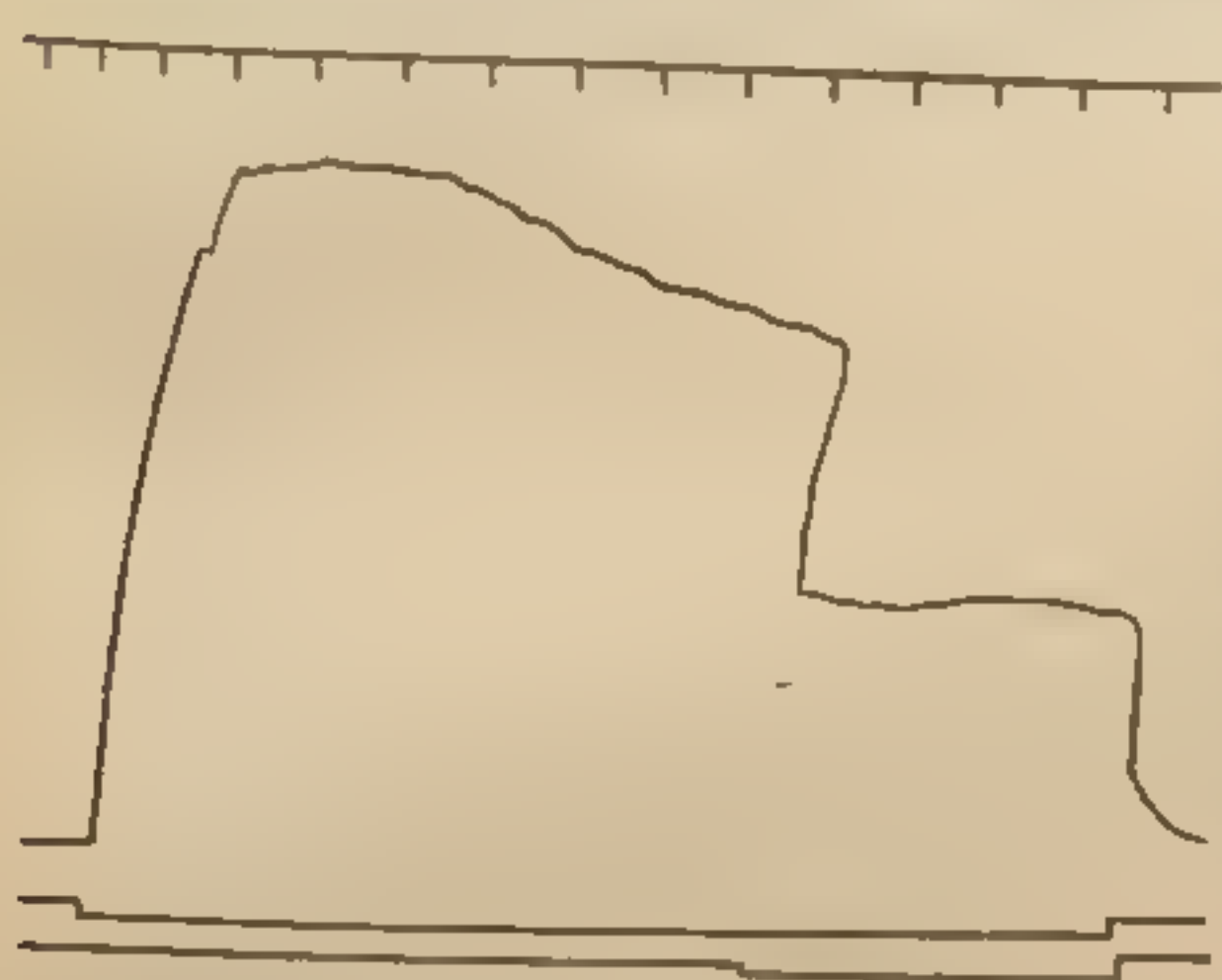


Рис. 32. Торможение флексорного рефлекса.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая, отмечающая рефлекторное сокращение полумембральной мышцы, вызванное раздражением (униполярная фарадизация) кожи лапы одноименной стороны; сигнальные линии (верхняя — нисходящие записи, описанные выше, нижняя — нисходящие отметки времени действия униполярной фарадизации кожи контралатеральной лапы; это раздражение вызвало немедленное расслабление сократившейся мышцы, сгибающей колено, однако это расслабление не превысило определенной степени).

Ранее существовавший децеребрационный тонус затормаживается так же, как и рефлекс, действующий в это же время. Расслабление уменьшается, и длина мышцы, как я отмечал в одной из своих предыдущих работ, достигает длины мышцы *post mortem*. Если раздражение, вызывающее перекрестный рефлекс, продолжается, расслабление быстро преодолевается и прерванный рефлекс восстанавливается (рис. 33 и 34).

В соответствии с этими данными, миографические исследования сокращений передних и задних тиббиальных мышц лягушки [136] во время чередующихся флексорных и экстензорных сокращений задней конечности во многих случаях показывают, что сокращения двух антагонистических мышц не синхронны, но разнофазны. Сокращение претиббиальной мышцы прерывается в момент, когда сокращение посттибиальной начинается, посттибиальная расслабляется, когда претиббиальная сокращается.

Ранее отмеченным и во многих отношениях типичным примером подобной роли рефлекторного торможения было торможение, открытое Герингом [43] и Брейером [44] в виде роли вагуса в «саморегуляции дыхания». Растяжение легкого, возбуждая афферентные волокна легочного вагуса, тормозит вдох и вызывает выдох. Я обращался к этому как к фундаментальному примеру в моем первом упоминании [304] по этому поводу. Если мы будем

рассматривать мускулатуру сердца и кольцевую мускулатуру артерий как два антагониста, то еще одним примером этих явлений будет более раннее открытие Циона [41], установившего, что афферентный нерв сердца и аорты (Чермак и Костер [230]) вызывает рефлекторное торможение кольцевой мускулатуры артерий. Значение этих фактов для понимания координации деятельности скелетных мышц не было общепризнано. Однако Мельцер, совместно с Кронекером [89] открывший роль торможения в нор-

Рис. 33. Торможение перекрестного экстензорного рефлекса и мышечного тонуса.

Сверху вниз: миографическая кривая, регистрирующая рефлекторное сокращение разгибателя колена (начало и окончание раздражения обозначены вертикальными штрихами), которое прерывается рефлекторным торможением (расслаблением); сигнальные линии (1 — подъем соответствует раздражению, вызывающему рефлекторное торможение, 2 — подъем соответствует раздражению, вызывающему перекрестный экстензорный рефлекс; обе сигнальные линии несколько смещены вправо); время, в 0.2 сек. Рефлекторное сокращение (перекрестный экстензорный рефлекс) вызывался раздражением (униполярная фарадизация) кожи противоположной лапы в течение времени, отмеченном вертикальными штрихами и на сигнальной линии 2. На участке максимального подъема кривой рефлекторного сокращения наносилось короткое раздражение (униполярная фарадизация) на кожу ноги на стороне, одноименной экстензору колена, сокращения которого записывались: продолжительность этого тормозного раздражения отмечена на сигнальной линии 1. Разгибатель колена в исходном состоянии характеризовался некоторым тонусом, обусловленным децеребрационной ригидностью. Рефлекторное торможение расслабляет мышцу, помимо тормозящего действия рефлекса, с лапы противоположной стороны.



мальном акте глотания, писал в 1883 г. [100]: «Исходя из предполагаемого строения, мы вправе ожидать, что нерв, раздражение которого вызывает сгибание, должен содержать в себе также и тормозящие волокна для разгибателей. И такое именно положение имеет место в действительности — по крайней мере в дыхательном механизме. Раздражение центрального конца верхнего гортанного нерва и 3-й ветви тройничного нерва, как известно, вызывает торможение инспираторных и сокращение экспираторных мышц».

Говоря о скелетных мышцах конечности млекопитающего, следует отметить, что, по-видимому, к ним не подходят эфферентные нервные волокна, раздражение которых вызвало бы торможение их сокращения. Наличие таких волокон пытались обнару-

жить многие исследователи, но это ими не было доказано. Я также искал их, но не получил отчетливого результата. Более того, Ферворн [207] показал, что во время тормозного расслабления, обусловленного рефлексом, вызванным с нерва антагонистических мышц, возбудимость расслабленной мышцы и ее двигательного нерва по отношению к электрическому раздражению не уменьшается.

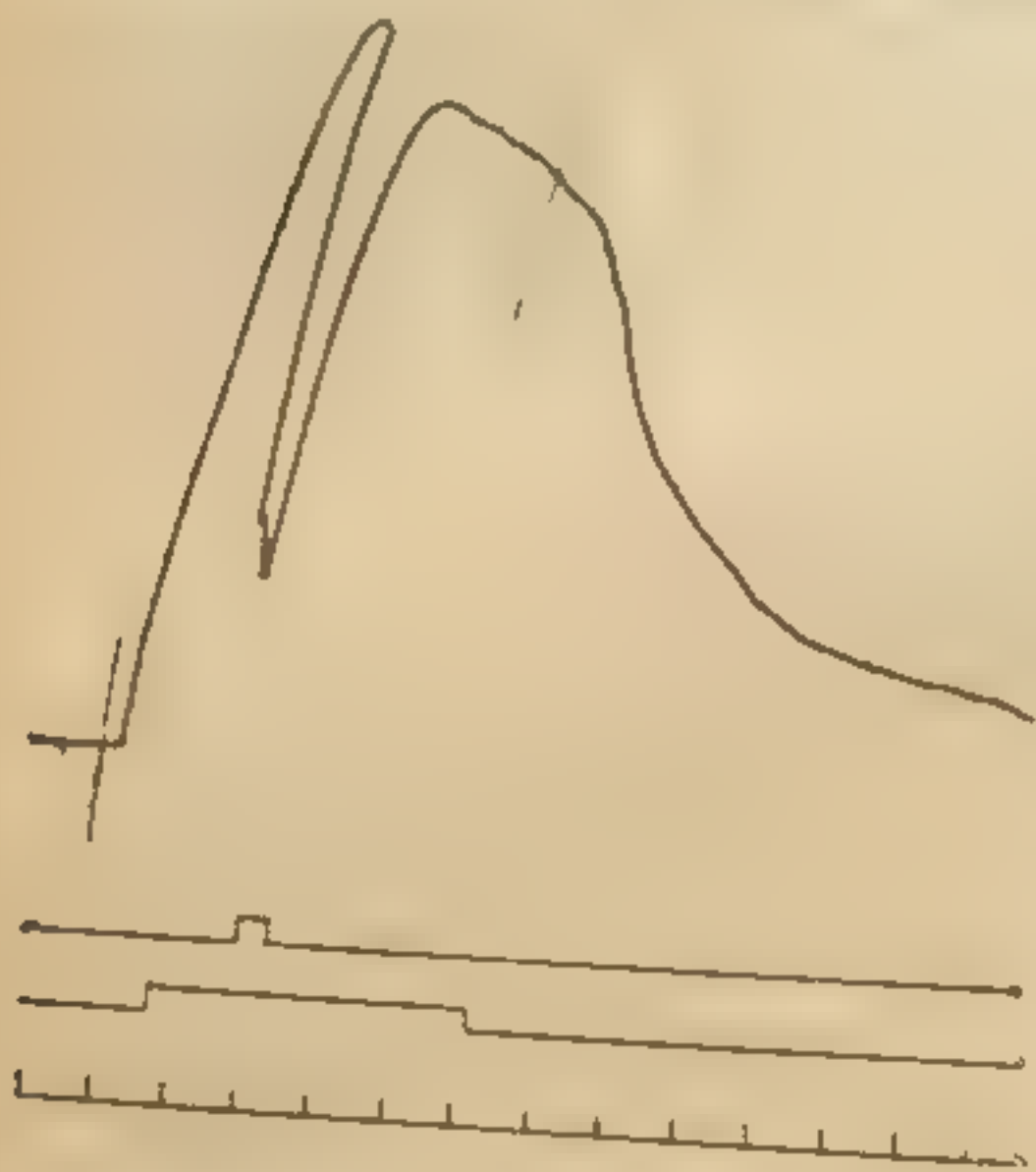


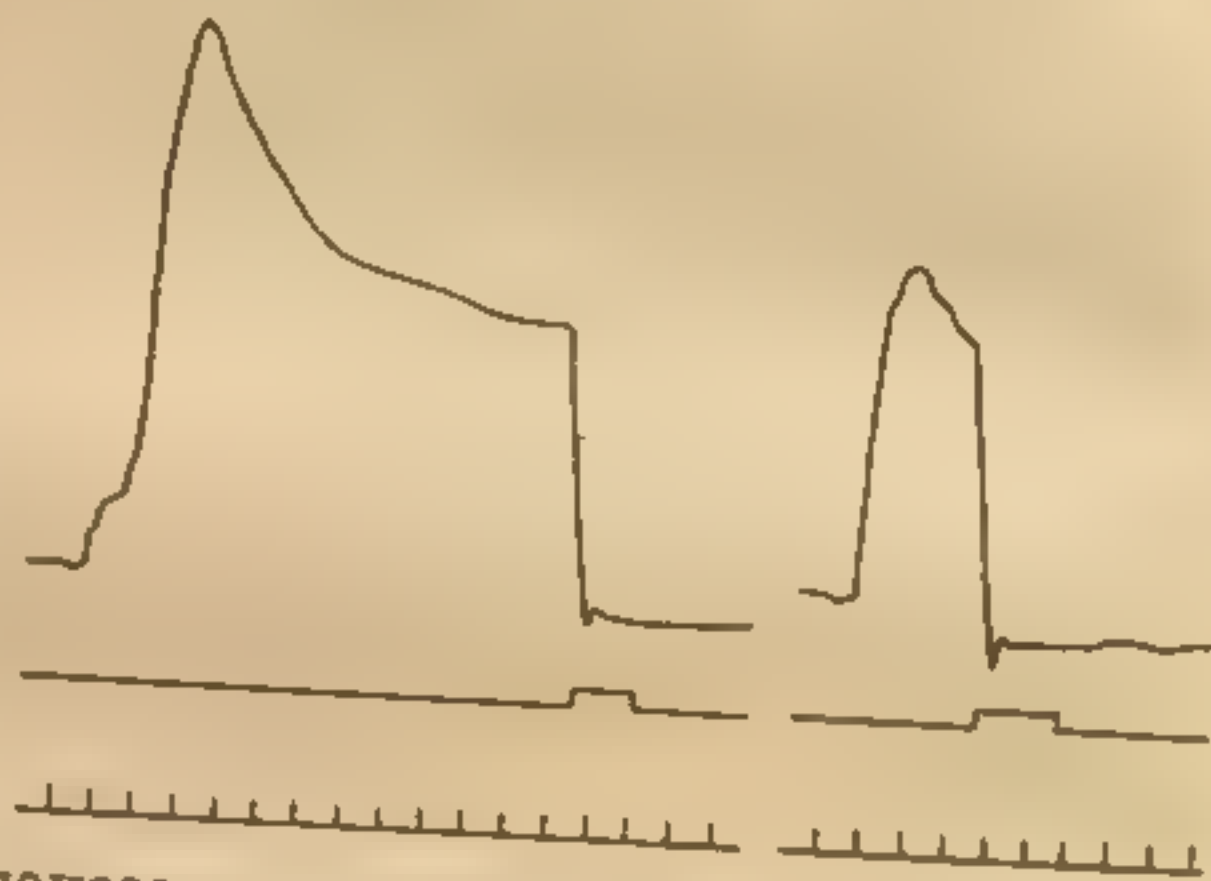
Рис. 34. Торможение перекрестного экстензорного рефлекса.

Обозначения и воздействия те же, что на рис. 33: нижняя сигнальная линия и вертикальные штрихи отмечают контралатеральное раздражение, вызывающее перекрестный экстензорный рефлекс. Тормозное раздражение (верхняя сигнальная линия) в этом случае представляло собой слабый фарадический ток, приложенный к проксимальному концу перерезанного нерва сгибателя колена.

Больше того, в условиях децеребрационной ригидности, когда локоть удерживается в состоянии разгибания благодаря повышенному тоническому действию разгибателей, их сокращение может быть заторможено не только посредством раздражения

Рис. 35. Торможение последствия экстензорного толчка и перекрестного экстензорного рефлекса.

Сверху вниз: миографическая кривая (слева — экстензорный толчок; справа — перекрестный экстензорный рефлекс); сигнальная линия (подъем ее соответствует действию тормозного раздражителя); время, в 0.2 сек. Миографические записи рефлекторных сокращений экстензора свободного колена децереброванной кошки. На рисунке слева — раздражением в опыте служило кратковременное, меньше 1 сек., сдавление пальца контралатеральной лапы. После того как раздражение было нанесено и закончилось и пока по следствию рефлекса еще развивалось, проксимальный конец перерезанного нерва раздражался фарадическим током около 0.25 сек. (время этого тормозящего раздражения отмечено на рисунке). Рефлекторное последствие отчетливо и резко тормозится в данном случае не восстанавливается. На рисунке справа — наблюдение сделано в том же опыте, но несколько позже; при этом раздражением, вызвавшим рефлекторное сокращение (перекрестный экстензорный рефлекс), был фарадический ток, приложенный к проксимальному концу ветви перерезанного нерва сгибателей колена, как и в предыдущем случае. Последствие рефлекторного сокращения здесь также резко обрывается.



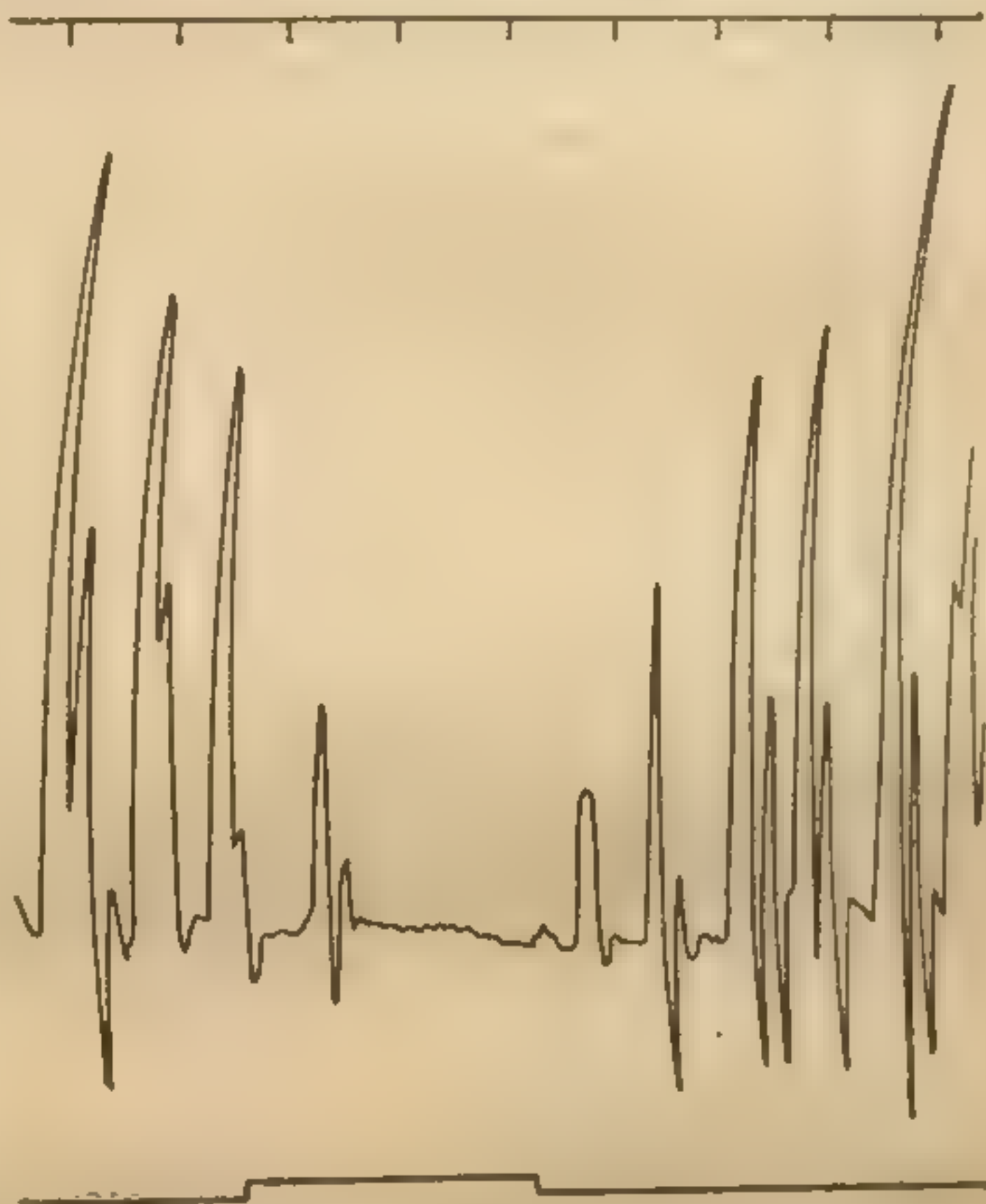
задней лапы противоположной стороны, но и посредством прямого электрического раздражения определенной точки бокового столба перерезанного спинного мозга в задней торакальной области, как это показали Фрелих и я [222]. Рефлекторно вызванное торможение локализуется, следовательно, в спинальном отделе рефлекторных дуг. Отсюда следует, что это — центральное торможение.

Это центральное торможение представляется более адекватным по сравнению с простым блокированием возбужденного афферентного канала на его пути к двигательному центру. Если бы дело исчерпывалось таким блокированием, все явление напоминало бы эффект внезапного прекращения раздражения афферентного нерва, которое было причиной рефлекса. То, что происходит в действительности, часто выглядит иначе. Остановка совершается быстрее. Последствие, где бы оно не локализовалось, сразу может быть остановлено торможением (рис. 35). Последствие центра вместе с сопутствующим ему сокращением мышц вполне может оказаться невыгодным для организма. То, что оно быстро прекращается тормозным компонентом рефлекса, есть приспособление, облегчающее последующую смену рефлексов. Торможение может остановить некоторые формы клонического спазма, возникающего во время экспериментирования (рис. 36).

Двигательные нейроны сгибательных мышц задней конечности могут быть

Рис. 36. Рефлекторное торможение клонического спазма полусухожильной мышцы.

Сверху вниз: время, в 1 сек.; миографическая кривая конвульсивного подергивания полусухожильной мышцы спинальной собаки; сигнальная линия, указывающая на приложение тормозного раздражения. Спазмы уменьшились и временно прекратились вследствие раздражения (фарадизация) проксимального конца ветви внутреннего п. Saphenus контралатеральной ноги.



возбуждены до наступления клонического разряда, характерного для чесательного рефлекса, в тот момент, когда флексорный рефлекс заторможен и не оказывает влияния на эти мышцы. Когда чесательный рефлекс в ходу, вызвать флексорный рефлекс труднее, и наоборот. Создается впечатление, что действие одного рефлекса на мотонейроны блокируется на тот период времени, в продолжение которого другой рефлекс воздействует на них [300]. Это блокирование мотонейрона под влиянием одного рефлекса в то время, когда этот нейрон еще доступен для воздействия других рефлексов, представляется одной из функций торможения в организме. Сам по себе двигательный нейрон, по-видимому, не является местом локализации торможения, так как если бы дело обстояло так, он был бы блокирован для всех рефлексорных влияний, если только двигательный нейрон не разделен

в функциональном отношении, т. е. одна часть его, например дендриты, не в состоянии оказаться заторможенной, в то самое время, когда другая часть свободна от торможения. Таким образом, создается впечатление, что торможение с большой долей вероятности может локализоваться не в собственно афферентном нейроне и не в собственно эфферентном нейроне, но в каком-то промежуточном механизме — в синапсе или нейроне, расположенном где-то между ними. Я пользуюсь выражением «собственно нейрон», исключая из этого термина синапс, хотя в синапс входят окончания нейрона. Удивительное соответствие, которое наблюдалось (см. выше) между рефлекторным торможением и рефлекторным сокращением в пределах рефлекса одного и того же типа, дает основание предположить, что все нервные волокна, идущие от рецептивного поля рефлекса, в спинном мозгу разделяются на конечные ветви (например, коллатерали), одна группа которых при активации нервного волокна вызывает возбуждение, в то время как другая при том же условии вызывает торможение [205, 304]. Поэтому одно и то же афферентное первичное волокно для одной группы окончаний будет специфически возбуждающим, а для другой группы центральных окончаний — специфически тормозным. В этом отношении реакция дважды централизована (рис. 37). Существует аналогия между структурной организацией рефлекторной, реципрокной иннервацией и иннервацией клешни *Astacus*, если предположить, что отдельные нервные волокна препарата клешни морского рака разветвляются дихотомически, причем одно ответвление первичного волокна подходит к запирающей мышце, а другое к мышце открывающей, так что одна часть волокна оказывает возбуждающее влияние, другая же — хорошо известное тормозящее действие, изученное Рише [98], Бидерманном [109], Пиотровским [141] и др.

Обозначая одно из центральных окончаний афферентной дуги как специфически тормозное, я имею здесь в виду то, что никакие изменения интенсивности или вида раздражения не способны вызвать иного действия, чем тормозное. Однако тот факт, что стимуляция отдельной части афферентных дуг, а именно отдельного маленького афферентного нерва, часто вызывает рефлекторное движение переменной направленности, при котором (как например, в случае движения в коленном суставе) разгибание сменяет первоначальное сгибание, показывает, что изменение внутренних условий, вероятно, способно изменить характер интраспинальной связи, которая первоначально была тормозной, но в новых условиях приобрела возбуждающее значение. То, что при некоторых формах церебральной деятельности явно antagonистические мышцы могут быть вовлечены в единый синхронный сократительный акт, еще раз напоминает об относительности границ термина «специфический» в применении к рассматриваем-



Рис. 37. Схематическое изображение клеток спинного мозга.

а — клетка к афферентного пу е и е' — аффе ные нейроны «клетки» (Мопл и ми коренка пале, которые толеион, вы у которого он сых нейронов.

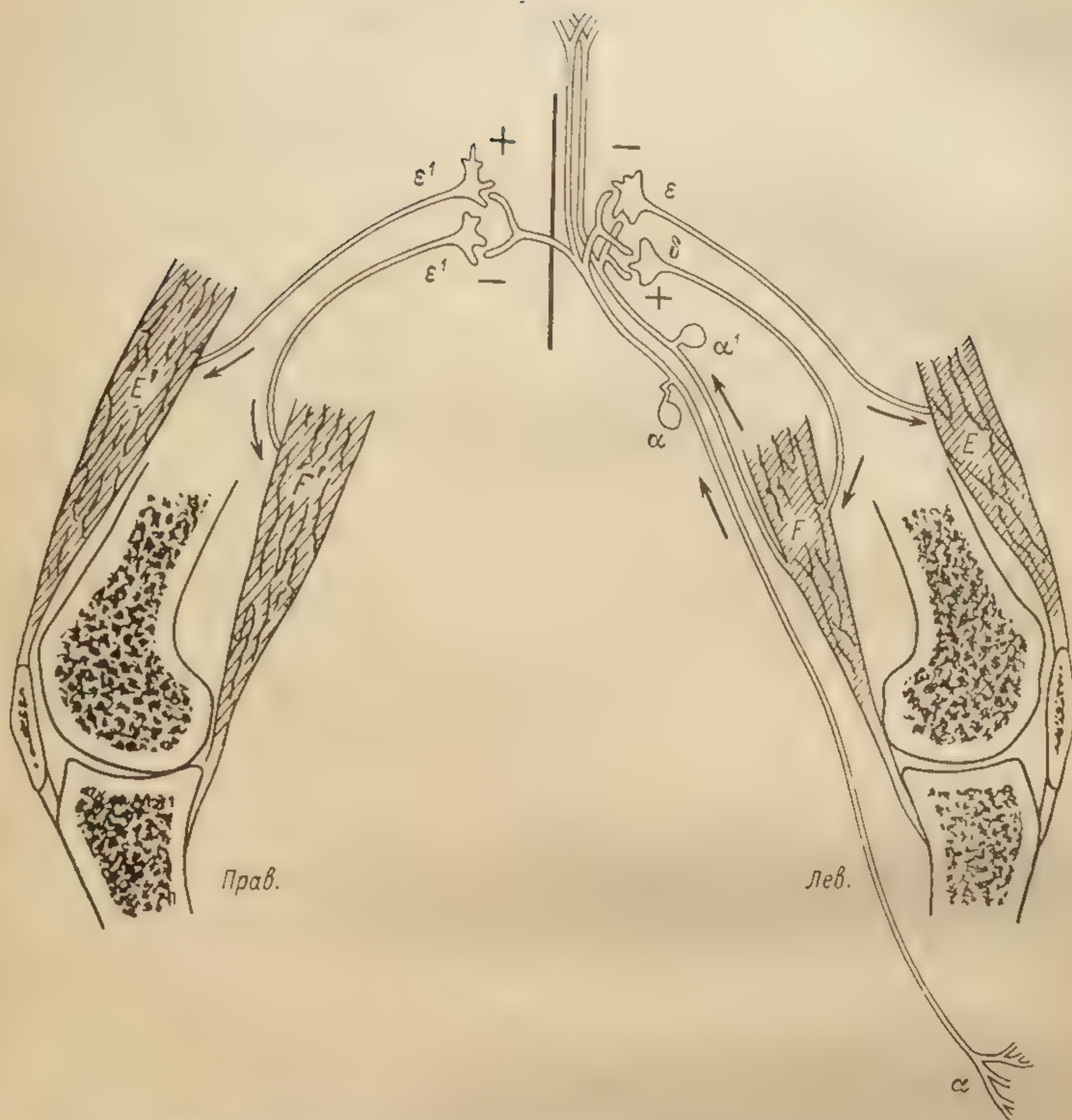


Рис. 37. Схема, демонстрирующая контакты и деятельность двух афферентных клеток спинных корешков в связи с их рефлекторным действием на экстензоры и флексоры двух полных сочленений.

α — клетка корешка афферентного пути от кожи ниже колена; α' — клетка корешка афферентного пути от сгибателя колена, т. е. от нерва, иннервирующего подколенные мышцы; ε и ε' — афферентные нейроны экстензоров колена, левого и правого; δ и δ' — эфферентные нейроны флексоров; E и E' — экстензоры; F и F' — флексоры. «Переключающие клетки» (Монаков), возможно находящиеся между афферентными и эфферентными клетками корешка, ради простоты рисунка не изображены. Знак «плюс» означает, что в синапсе, который им обозначен, афферентное волокно α (и α') возбуждает двигательный мотонейрон, вызывая его разряды, в то время как знак «минус» указывает, что в синапсе, у которого он помещается, афферентное волокно α (и α') тормозит активность двигательных нейронов. Действие стрихнина и тетанотоксина состоит в превращении знака «минус» в знак «плюс».

мым явлениям. О том же говорит и интраспинальное действие стрихнина.

Давно признанным является тот факт, что при действии стрихнина практически все скелетные мышцы тела могут рефлекторно оказаться вовлеченными в одно сокращение одновременно, что доказано и для антагонистических мышц [136]. Очевидно, стрихнин каким-то образом должен изменять или препятствовать реципрокной иннервации. Мне удалось получить кривые, показывавшие, что пре- и посттибальные мышцы лягушки, обнаруживавшие во время нормальных рефлекторных движений столь совершенную смену реципрокного сокращения и расслабления в обеих группах, при действии стрихнина сокращались совершенно синхронно [136].

Подобный результат можно объяснять различно. Для того чтобы установить истинную природу изменений, вызванных стрихнином, следует соблюсти в эксперименте определенные условия, которые не всякий препарат мышц-антагонистов в состоянии обеспечить. В эксперименте подобного рода мышцы, действующие на два сочленения, должны быть исключены. Так, икроножная мышца лягушки разгибает стопу, но сгибает колено; она является антагонистом претибальных мышц, сгибающих стопу, но поскольку сгибание колена так часто сопровождает сгибание стопы, она является синергистом претибальных мышц в большом флексорном сгибании, поднимающем конечность. Если она сокращается одновременно с претибальными мышцами под влиянием стрихнина, мы снова оказываемся перед дилеммой — имеет ли место существенное нарушение координированного реципрокного воздействия на стопу или же рефлекторный стимул сгибания колена попросту не присоединился к движению вследствие понижения интраспинальных барьеров. И эта дилемма трудна тем, что афферентные нервы и рецептивные поверхности, раздражаемые для получения рефлексов, содержат соединившиеся здесь афферентные каналы, из коих одни вызывают сокращение одной группы противоположных мышц, другие же — сокращение другой группы. Так, в афферентных нервах, идущих от лапы у собаки [304] и у лягушки [288], волокна, возбуждающие флексорные мышцы, смешиваются с волокнами, возбуждающими экстензоры, о чем свидетельствуют движения экстензорного толчка и флексорного рефлекса, которые оба вызываются с лапы (собака), а также экстензорный рефлекс Бальони с ноги и флексорный рефлекс с конечности (лягушка). То, что разгибатели конечности под действием стрихнина вовлекаются в сокращение одновременно со сгибателями, должно быть объяснено или одновременным срабатыванием двух рефлексов при понижении спинальных барьеров, превращением заторможенной части одного из рефлексов в возбужденную, но и в этом последнем случае остается открытым вопрос, объясняется ли разгибание при стрихнине

преобладанием экстензорного рефлекса с сопровождающим его торможением сгибания и переходом в возбуждение или это флексорный рефлекс, изменивший свой знак.

На таком же основании спонтанные судороги, вызванные стрихнином, не способствуют более глубокому пониманию явления. Спонтанные судороги являются истинным рефлексом (Станниус, Бернар, Геринг и др.) в том смысле, что они начинаются в афферентных дугах; кроме того, во время судорожных движений антагонистические мышцы сокращаются одновременно. Однако трудности заключаются в данном случае в том, что источник рефлекса может оказывать действие и, возможно, действует одновременно во многих афферентных дугах. Некоторые из этих дуг в нормальных условиях возбуждают экстензоры, в то время как другие возбуждают флексоры. Одновременное сокращение как флексоров, так и экстензоров могло бы без труда найти объяснение в понижении спинальных барьеров. Другое объяснение альтернативное и приведено выше. С точки зрения первого объяснения, реципрокная иннервация антагонистических мышц только затруднялась бы одновременным рефлексом. Второе объяснение предполагало бы еще большие затруднения в осуществлении реципрокной иннервации. Наличие и характер судорог не способствуют решению вопросов в пользу того или другого объяснения.

Однако в некоторых случаях условия, помогающие понять истинную природу наблюдаемого явления, все же имеются. Так, например, на задней конечности кошки имеется два афферентных нерва, которые, по моим наблюдениям, никогда в нормальных условиях не вызывают ничего, кроме расслабления в качестве первичного рефлекса в *m. vasto-crureus*, иными словами, эти нервы всегда вызывают рефлексорное торможение данной мышцы. Предположение, что эти нервы содержат афферентные волокна, рефлексорно вызывающие в коленных мышцах какое-либо иное действие, кроме сгибания, явилось бы лишь гипотезой. Этими двумя нервами являются *n. saphenus internus* на своем пути ниже колена и подколенный нерв, выходящий из мышц, сгибающих колено.

Далее, *m. vasto-crureus* является единственной мышцей сустава и в противоположность остальной части разгибательной четырехглавой мышце бедра не является сгибателем бедра. Поэтому сокращение указанной мышцы не означает, что она принимает участие в синергии собственно флексорного рефлекса, в который входит и сгибание бедра. Таким образом, рефлексорным препаратом, подходящим для исследования действия стрихнина на реципрокную иннервацию, может служить задняя конечность, на которой (у децеребрированного животного, например) перерезаны следующие нервы: наружный подколенный, внутренний подколенный, запирательный и срамной в области таза, верхний ягодичный, наружные и кожные ветви наружного крурального

и подколенного нервов. Последний перевязывается и перерезается тотчас около его вступления в мышцы так, чтобы центральный его конец был бы доступен для раздражения. Ветвь внутреннего п. sapheni ниже колена также препарируется для раздражения центрального конца. После того как все это проделано, можно убедиться, что никакие изменения возбуждения афферентного нерва никогда не вызывают ничего, кроме торможения разгибателя колена, но небольшая доза стрихнина немедленно превращает тормозный эффект в возбуждение [304]. Вместо рефлекторного торможения получается рефлекторное возбуждение. Если малые дозы стрихнина тщательно разделить на части, оказывается возможным наблюдать состояние, когда рефлекторное расслабление уже уменьшилось, но еще не заменилось возбуждением. Это наблюдение показывает, насколько мало обосновано стремление объяснить действие стрихнина понижением спинальных барьеров; ведь на описываемой стадии стимулированная дуга, которая в нормальных условиях воздействует на разгибатели посредством торможения, оказывается менее потенциальной, чем ранее, так что если объяснять здесь дело спинальными барьерами, то они повысились, а не понизились.

Подобный же переход тормозного эффекта в возбуждение происходит, хотя более постепенно, но не менее убедительно, при действии тетанотоксина [304].

Переход наступает раньше и после меньших доз стрихнина или тетанотоксина, чем дозы, вызывающие судорожные припадки, характерные для стрихнинного отравления или общего тетануса.

Трансформация эффекта в результате действия стрихнина имеет место не только в отношении нервов, поименованных выше, но и в отношении раздражений кожи, и в том числе для таких точек кожи, которые хотя и достаточно удалены от задней конечности, вызывают рефлекторное торможение исследуемой мышцы, как например в случае, когда таковой является разгибатель колена, — точки кожи передних лап.

Превращение тормозного действия в возбуждение вследствие влияния стрихнина легче получить на одних нервах, чем на других. В примерах с вышеописанными нервами этот переход наименее легкий, т. е. он требует больших доз или более длительного времени для развития в случае подколенного нерва, чем в других случаях. Тормозной эффект, полученный на одном из таких нервов, с легкостью понижается стрихнином, но настоящее замещение торможения возбуждением, например сокращением разгибателя колена, не только требует больших доз стрихнина, но оказывается, кроме того, не постоянным, но скорее фазным по своему характеру. Если этот нерв раздражать через правильные и короткие промежутки времени, в один из таких фазовых периподов можно наблюдать, что, начиная с фазы, когда он вызывает еще небольшое торможение (или вовсе не вызывает его), уже менее отчетливое,

чем в но
меньше и
(сокраще
личности
Превра
зом, на ра
афференти
смешанны
ное сокра
Стрихнин,
вторых, в
нерва. Од
должны бы
указывало
которые в
в стадии
влияния в
либо пара
В резуль
вовлекают
ражения
вращения
нистическ
ферентных
противопо
туемой бе
торможени
стрихнина
Этот рефле
ные нервы
условиях
стигающие
рефлектор
в рефлект
Наблюде
действие а
процесса п
внутрення

1 Исход
нечности сп
бания в но
терапии, 3-е
твердил мно
т. 13, 1892),
пой иннерва
честву мыш

чем в нормальной фазе, его тормозный эффект, становится все меньше и меньше, пока не оказывается замененным возбуждением (сокращением), сначала слабым, затем более мощным. Эта периодичность фаз будет повторяться многократно.

Превращение тормозного действия, испытанного, таким образом, на разгибателе колена, можно отнести за счет раздражаемых афферентных нервов, содержащих два вида афферентных волокон, смешанных друг с другом, один из которых вызывает рефлекторное сокращение мышцы, другой — рефлекторное торможение. Стрихнин, или усиливая действие первых, или подавляя влияние вторых, возможно, изменяет результат раздражения смешанного нерва. Однако следовало бы ожидать, что волокна второго вида должны быть связаны в своей деятельности или, как действительно указывалось выше, даже являться теми же самыми волокнами, которые вызывают сокращение сгибательных мышц. Ведь именно в стадии стрихнизации, когда происходит замена тормозного влияния влиянием возбуждающим, не бывает и следов какого-либо паралича или хотя бы угнетения сокращения флексоров. В результате действия стрихнина агонисты и антагонисты вовлекаются в одно синхронное сокращение. Это и другие соображения представляются мне доводами против объяснения превращения торможения в возбуждение существованием антагонистических рефлекторных волокон, смешанных в составе афферентных нервов, на которые центральное отравление оказывает противоположное действие. Более того, когда в качестве испытуемой берется подколенная мышца, такое же превращение торможения в возбуждение (сокращение) вследствие действия стрихнина наблюдается в перекрестном экстензорном рефлексе. Этот рефлекс, вызываемый с кожи или через различные афферентные нервы контралатеральной задней конечности, в нормальных условиях заставляет сокращаться разгибатель колена и тормозит сгибающие подколенные мышцы. Под действием стрихнина это рефлекторное торможение подколенной мускулатуры превращается в рефлекторное возбуждение (сокращение) этой мускулатуры. Наблюдения склоняют меня в настоящий момент к выводу, что действие алкалоида заключается в превращении в спинном мозгу процесса возбуждения в процесс торможения, какова бы ни была внутренняя сущность последнего.¹ Рефлекторная связь пред-

¹ Исходя из факта преобладания разгибания как рефлекса с задней конечности спинальной лягушки под действием стрихнина и преобладания сгибания в нормальных условиях, Кешин недавно (Учебник фармакологии и терапии, 3-е изд., Филадельфия, 1903), экспериментируя на лягушке, подтвердил многое из того, что постулировалось также мною (Физиол. журн., т. 13, 1892), а именно, что стрихнин действует как дезорганизатор реципрокной иннервации. Задняя конечность лягушки благодаря значительному количеству мышц, действующих на два сустава, не является, как уже сказано,

существует, но эффект, осуществляющийся по путям ее, обозначается двояко, а именно *минусом* до воздействия стрихнина или тетанотоксина, вместо *плюса* после него (рис. 37).

Действие токсина на торможение в некоторых отношениях весьма напоминает действие стрихнина. Так, на тех стадиях заболевания, когда тетанус еще локальный и проявляется только на одной конечности, а именно на той (например, на задней конечности), на которой производилась инъекция токсина, он уже очень скоро превращает рефлекторное торможение экстензоров в возбуждение. В нормальных условиях торможение может быть получено с *n. saphenus int.*, но полученное с *n. peroneus* и *n. popliteus*, а также с подколенного нерва, оно всегда необратимо, хотя величина тормозного эффекта с этих нервов может быть значительно меньше нормальной. В дальнейшем по мере действия яда тормозное действие, присущее в нормальных условиях малоберцовому и подколенному нервам, превращается в возбуждающее. В конце концов в том же направлении меняется характер действия даже нерва, иннервирующего икроножную мышцу. Та же последовательность в развитии действия яда имеет место и при прогрессирующем увеличении дозировки.

Единственное отличие, которое отмечено при сопоставлении действия тетанотоксина и стрихнина, в этих наблюдениях заключается в том, что в процессе относительно медленного развития действия тетанотоксина нетрудно уловить стадию, в течение которой происходит превращение тормозного действия в действие возбуждающее, хотя при этом не наблюдается того явного понижения порога рефлекторной реакции, которое характерно уже для самого начала стрихнинной интоксикации и которое привлекало внимание многих исследователей.

В экспериментах на задней конечности я обычно вводил токсин в ствол седалищного нерва значительно ниже ветви подколенного нерва и гораздо реже в самый этот нерв, или даже только в этот нерв. Я обнаружил тормозное действие *n. saphenus int.* (раздражающегося по ходу его ниже колена), превращенное в возбуждающее спустя еще 48 час. после введения. В процессе постепенного развития явления я наблюдал иногда, что нерв вызывал легкое торможение экстензоров, если исходное положение колена было разгибанием, но вызывал отчетливое возбуждение экстензоров, если исходное положение колена было сгибанием. Это заставляет вспомнить данные фон Икслюля, полученные на *Ophioglypha* и *Echinus* [192].

препаратом, с помощью которого можно четко проверить эти выводы. Однако данные, полученные на более подходящих объектах, полностью подтверждают, что видно из изложенного, более ранние заключения Кешини и мои собственные по отношению к лягушке.

Превращение торможения в возбуждение вследствие действия тетанотоксина, так же как и действия стрихнина, может и на задней конечности, а также на децеребрированных и чисто спинальных животных.

Мы можем себе представить какой разлад могут внести описанные изменения в координирующий механизм [304]. Отмеченное различие в легкости, с которой стрихнин и тетанотоксин превращают торможение в подколенном нерве в возбуждение, а также в легкости, с которой оба яда делают это в других, упоминавшихся выше первах конечностей, по-видимому, не объясняются различным действием обоих ядов на афферентные окончания в мышцах или в коже. Раздражение центрального конца востокрурального нерва в нормальных условиях вызывает торможение в подколенных мышцах конечности противоположной стороны, при действии же стрихнина оно вызывает сокращение их. В этом случае, следовательно, стрихнин без труда превращает торможение, вызванное мышечными эффектами, в возбуждение, точно так же как это имеет место в случае упоминавшихся выше кожных нервов.

То, что стрихнин и тетанотоксин способны превращать центральное торможение в возбуждение и что различные виды рефлекторного спинального торможения обнаруживают между собой различия в легкости, с какой они претерпевают превращение в возбуждение, делают объяснение синхронного возбуждения антагонистических мышц в отдельных произвольных движениях менее затруднительным. Сосудорасширяющие рефлексы, осуществляющиеся под действием хлорала (Цион), хлороформа (Бейлисс [144]) и других ядов, переходят в сосудосуживающие под действием кураре, препаратов морфия и др. Однако обратного превращения во всех афферентных нервах с равной легкостью не происходит. Невозможно получить какой-либо сосудистый рефлекс кроме депрессорного с депрессорного нерва. Этот нерв, возникая в сердце (Цион [41]) и аорте (Чермак и Костер [230]), может в известном смысле рассматриваться как афферентный нерв мышцы антагонистической кольцевой мускулатуры артерий, тонус которой они рефлекторно угнетают. В этом направлении он может быть сопоставлен с афферентными нервами мускулатуры, сгибающей колено, в их отношении к экстензорам колена. Угнетающее влияние подколенного нерва на разгибатели колена представляется мне, как уже говорилось, особенно устойчивым по отношению к превращению торможения в возбуждение под влиянием стрихнина.

Из примеров реципрокной иннервации, полученных у низших организмов и на висцеральных органах, мы можем видеть, что торможение — явление периферического характера, т. е., что оно локализуется вне центральной нервной системы. С другой

стороны, из наблюдений высших организмов и движений скелетных мышц следует, что торможение — явление центральное, а именно интраспинальное. Те же соображения, которые позволили усмотреть приспособительное значение перемещения локализации рефрактерной фазы спинальных рефлексов в спинной мозг, в структуры, расположенные между окончанием рецепторного нейрона и началом эффекторного нейрона, могут быть приложимы к центральному торможению. Значение централизации этих процессов — рефрактерности и реципрокного торможения представляется тем же, какое мы можем придавать централизации самой нервной системы (лекция 9).

Кратко
иятие. Сло
дичность о
ным путем
а не одно
функциони
танный ак
пути. «Ав
1) между
«типовому
цепторов
верхности
тивным ор
верхности
ная и про
с областей
друг с дру
ления торм
ния и воз
щее, прер
или преду
ния общег
Сложные
где конвер
механизм
далее общ
Любые ли
от друга?

До с
общим у
рефлекса
на реак
механиз
функции
равно р
а то и
роятно.
ческий
связана
Дональд

Лекция 4

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МЕЖДУ РЕФЛЕКСАМИ

Краткое содержание. Простой рефлекс — удобное, но абстрактное понятие. Сложные рефлексy. Принцип общего пути. Относительная апертидность общего конечного пути. Аfferентные дуги с одним и тем же конечным путем для различных действий, использующие его последовательно, а не одновременно. «Объединенные» рефлексy. Объединенные рефлексy, функционирующие слаженно, в состоянии комбинироваться в один симультанный акт и во многих случаях усиливают друг друга на общем конечном пути. «Антагонистические» рефлексy. Установление связи или союза: 1) между отдельными рефлексами, принадлежащими к одному и тому же «типовому» рефлексу; 2) между некоторыми рефлексами, исходящими из рецепторов различного рода, но расположенных в одном и том же участке поверхности; 3) между некоторыми рефлексами, принадлежащими проприоцептивным органам, и вторично вызванными рефлексами, начинающимися с поверхности тела (три рецепторные области: экстероцептивная, интероцептивная и проприоцептивная); 4) между некоторыми рефлексами, начинающимися с областей тела, значительно удаленных одна от другой, однако связанных друг с другом функционально. Связь между рефлексами на примерах проявления торможения и возбуждения. Антагонизм при взаимодействии торможения и возбуждения. Антагонизм при взаимодействии рефлексов; замедляющее, прерывающее или укорачивающее влияние одного рефлекса на другой или предупреждающее действие первого на второй в отношении использования общего конечного пути. Интраспинальная локализация взаимодействия. Сложные рефлексy способны взаимодействовать частично. Место (синапс?), где конвергирующие аfferентные пути впадают в общий конечный путь, есть механизм координации. Конвергенция аfferентных путей, формирующих далее общий путь, весьма часто имеет место в центральной нервной системе. Любые ли рефлексy в интактном организме полностью независимы друг от друга?

До сих пор мы имели дело с рефлексорными реакциями под общим удобным, но совершенно искусственным именем простого рефлекса. Иными словами, мы останавливали наше внимание на реакции рефлексорной дуги, как если бы она была реакцией механизма, который мыслимо и возможно изолировать и для функции которого наличие других компонентов нервной системы, равно как и других дуг, не являлось бы строго необходимым, а то и вовсе необязательным. Такое представление просто неверно. Нервная система функционирует как целое. Физиологический и гистологический анализ устанавливает, что она взаимосвязана на всем ее протяжении. Свое описание нервной системы Дональдсон начинает следующим замечанием: «Группа нервных

клеток, не связанная с другими нервными элементами тела, как например не связаны между собой мышцы и железы, не имела бы физиологического смысла». Рефлекторная реакция даже у спинального животного, где целостность нервной системы так резко нарушена, в действительности всегда является реакцией, осуществляющейся не одной рефлекторной дугой, но многими. Рефлекс, отделенный от всего своего нервного окружения, едва ли мыслим вообще.

Поэтому соединение нескольких рефлексов в комплекс является основной проблемой нервной координации. Для решения этого вопроса весьма важно иметь представление о той особенности архитектоники серого вещества (синаптической нервной системы), которая может быть обозначена как принцип общего пути [300]. Если мы будем рассматривать нервную систему любого высшего организма в широком аспекте, то наиболее характерной особенностью ее общего строения будет следующая.

В начале всякой рефлекторной дуги находится воспринимающий нейрон, простирающийся от воспринимающей поверхности к центральному нервному органу. Этот нейрон образует единственную дорогу, которую импульсы, генерированные в ее воспринимающей точке, могут использовать, каковой бы ни была конечная точка их следования. Поэтому он представляет собой единственно возможный путь для импульсов, возникших в его собственной воспринимающей точке; воспринимающие же точки других нейронов использовать его не могут. Одна рецепторная точка в состоянии рефлекторно воздействовать на значительное число различных эффекторных органов. Рефлекторными своими связями она может быть соединена с многочисленными мышцами и железами различных областей тела. И тем не менее все ее рефлекторные дуги исходят из одного стержня или ствола, т. е. из одного того афферентного нейрона, который проводит возбуждение от воспринимающей точки на периферии в центральный нервный орган.

Однако там, где оканчивается каждая рефлекторная дуга, мы находим конечный нейрон в качестве последнего завершающего проводящего звена на пути к афферентному органу (мышце или железе). Это последнее звено цепи, т. е. моторный нейрон, в одном отношении существенно отличается от первого ее звена. Оно не является местом, куда стекаются только те импульсы, которые генерируются в одном каком-либо рецепторном источнике, но принимает импульсы из многих рецепторных источников, расположенных в самых различных областях тела. Это единственный путь, по которому все импульсы, откуда бы они ни направлялись, должны пройти, если им надлежит воздействовать на мышечные волокна, к которым он ведет.

Таким образом, в то время как воспринимающий нейрон образует индивидуальный путь, обслуживающий импульсы из

одного-единственного источника, конечный же, или эфферентный, нейрон является, так сказать, дорогой, открытой для всех, дорогой, общей для импульсов, возникающих в любом из многочисленных источников рецепции. Рецептивное поле, например область кожи, может быть разложено на ряд рецепторных точек. Один и тот же эфферентный орган находится в рефлекторной связи не только со многими отдельными рецепторными точками, но даже со многими рецепторными полями. Рефлексы, возникающие в воспринимающих органах разного вида, могут действовать на одну и ту же мышцу. Так, мышца конечности является окончательной инстанцией для многих рефлекторных дуг, возникающих во многих и различных участках тела. Ее двигательный нерв — это путь, общий для всех рефлекторных дуг, которые достигают этой мышцы (рис. 43).

Таким образом, для строения рефлекторных дуг оказывается характерным то, что начальный нейрон их является индивидуальным частным путем, принадлежащим единственной рецепторной точке (или небольшой группе точек), далее то, что в конце концов все дуги впадают в один путь, ведущий к одному эфферентному органу, и, наконец, то, что этот окончательный путь является общим для многих рецепторных точек, в какой бы части тела они ни располагались, если только они находятся в связи с данным эфферентным органом. Прежде чем конвергировать на двигательном нейроне, дуги в некоторой степени уже конвергируют друг с другом. Частичные пути соединяются на промежуточных путях, в различной степени общих для отдельных групп частных путей. Окончательный путь в отличие его от промежуточных общих путей может быть назван общим конечным путем. Двигательный мышечный нерв является совокупностью общих конечных путей.

Из подобного строения вытекает ряд следствий, одно из них говорит как будто против существенного качественного различия нервной импульсации, возникающей в различных афферентных нервах. Если два проводника имеют общий тракт, различие в особенностях проведения по этим проводникам едва ли может иметь значение. Вместе с тем общие конечные пути должны быть в состоянии отвечать в соответствии с различными ритмами, которые различные проводники доводят до них. В некоторой степени это явление должно быть аperiодическим. Если бы его разряд был ритмическим процессом, каким он по многим соображениям, по-видимому, является, частота его соответственного ритма должна быть в состоянии оказаться по меньшей мере настолько же высокой, сколь и наивысшая частота любой из афферентных дуг, воздействующих на этот нейрон. Наряду с этим он должен быть способным воспроизводить и самые медленные ритмы (данные Бальони подтверждают это положение).

Вторым следствием является то обстоятельство, что если

каждый рецептор находится в зависимости от конечного соединения его с эффекторным органом на пути, который не принадлежит исключительно ему одному, но является общим со многими другими рецепторами, то подобное соединение предполагает существование последовательного, а не одновременного использования различными рецепторами общего пути, при реализации различных или противоположных эффектов. Если одновременно раздражаются два рецептора, которые вызывают разные рефлексy, использующие для своего окончательного проявления один и тот же конечный путь, то осуществляется только один из этих рефлексов. В итоге налицо или тот, или иной рефлекс, но не оба вместе [183].

Возбуждение центрального конца афферентного корешка восьмого или седьмого шейного нерва обезьяны вызывает у одного и того же животного в одном случае рефлекторное сгибание локтя, в другом — рефлекторное разгибание его. Если возбуждению предшествовало возбуждение первого грудного корешка, обычно наступает разгибание; если же возбуждению предшествовало возбуждение шестого корешка, преобладает сгибание. Однако хотя один и тот же корешок может, таким образом, вызвать рефлекторное сокращение флексоров или экстензоров, он, согласно моим данным, не вызывает одновременно сокращения тех и других в одной рефлекторной реакции. Из двух рефлексов на экстензоры и флексоры осуществляется только один, а не оба вместе. Таким образом, в моих исследованиях возбуждение седьмого или восьмого корешка никогда не вызывало одновременного с рефлекторным сокращением флексоров локтевого сустава сокращения той части трицепса, которая разгибает сустав. Флексорный рефлекс, когда он наступает, по-видимому, исключает возможность осуществления экстензорного рефлекса, и наоборот.

Если бы между двумя рефлексами наступал «компромисс» и каждый из них сохранял бы свое участие в окончательном движении, то общий результат не оказался бы ни настоящим сгибанием, ни настоящим разгибанием. Если бы в данном случае на общем конечном пути происходила алгебраическая сумма влияний, оказываемых двумя рецепторными дугами противоположного характера, возникло бы движение эффекторного органа, не приспособленное ни к одной из них и бесполезное для назначения каждой.

У кишечнополостного *Carmarina* механическое раздражение нижнего зонта вызывает, так же как и у геронида *Tiaropsis indicans* [72], рефлекторное движение, приближающее свободный конец манубриум к месту раздражения. Бете сообщает, что если два раздражения нанесены одновременно в противоположных точках дисковидного нижнего зонта при условии, что обе точки находятся на равном расстоянии от манубриум, последнее направляется к точке, в которой раздражение было сильнее. Он добавляет, что если оба раздражения были совершенно одинаковой

интенсивности, *manubrium* остается неподвижным и не сокращается. Получить аналогичный результат с противоположными спинальными рефлексам у позвоночных, конечно, труднее, так как чем сложнее объект и его нервная система, тем труднее точно сбалансировать два рефлекса. Наблюдение на *Carmarina* аналогично наблюдению на передней конечности обезьяны.

Эти взаимоотношения между двумя рефлексам вызывают вопрос, часто возникающий при исследовании координации. Мы отмечаем упорядоченную последовательность этапов в движении животного даже в тех случаях, когда каждый наблюдатель допускает, что координация представляет собой рефлекс. Мы видим, как одно движение беспрепятственно сменяет другое. Однако, наблюдая эту последовательность вплоть до ее внешней причины, мы узнаем, что обычным в природе является не непосредственное возникновение одного возбуждающего раздражения тотчас после того, как прекратилось действие предыдущего, но целый ряд внешних агентов, конкурирующих между собой в процессе одновременного воздействия на организм. В результате в организме наступает некое изменение, соответствующее этому совокупному воздействию, так что действие одних или других агентов становится в данный период времени, обычно в силу большей интенсивности, преобладающим. Преобладает то одна, то другая группа поочередно. Может случиться, что один стимул выключается в момент включения другого, но, как правило, действие одного стимула перекрывает действие другого во времени. Таким образом, каждый рефлекс внедряется в некое равновесное состояние также рефлекторной природы.

В стимулянтной корреляции рефлексов некоторые из них комбинируются гармонично, будучи реакциями, взаимно подкрепляющими одна другую. Такие реакции могут быть названы аллированными (*allied*) рефлексам, а нервные дуги, которые при этом используются, — аллированными дугами. С другой стороны, некоторые рефлекс, как упоминалось выше, противоположные друг другу, несовместимы. Они не подкрепляют друг друга, но находятся в тормозных отношениях. Один рефлекс задерживает другой рефлекс или целую группу их. По отношению друг к другу эти рефлекс можно назвать антагонистическими, а рефлекс или группа рефлексов, которой удастся затормозить рефлекс, ей противоположные, может быть названа преобладающей на данный момент.

АЛЛИРОВАННЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Принцип общего конечного пути в отношении сопряженных дуг можно продемонстрировать на примере чесательного рефлекса. Если вызвать чесательный рефлекс с какой-либо точки кожи плеча, а затем раздражать другую точку, отстоящую от первой

на 10 см в пределах того же кожного рецепторного поля, первоначальная реакция усиливается. Это хорошо видно, если раздражители в обоих случаях подпороговые. Оба раздражителя, из которых каждый в отдельности не в состоянии вызвать рефлекс, вызывают его, если наносятся одновременно (рис. 38). Это не обусловлено перекрыванием слабых токов в области полюсов

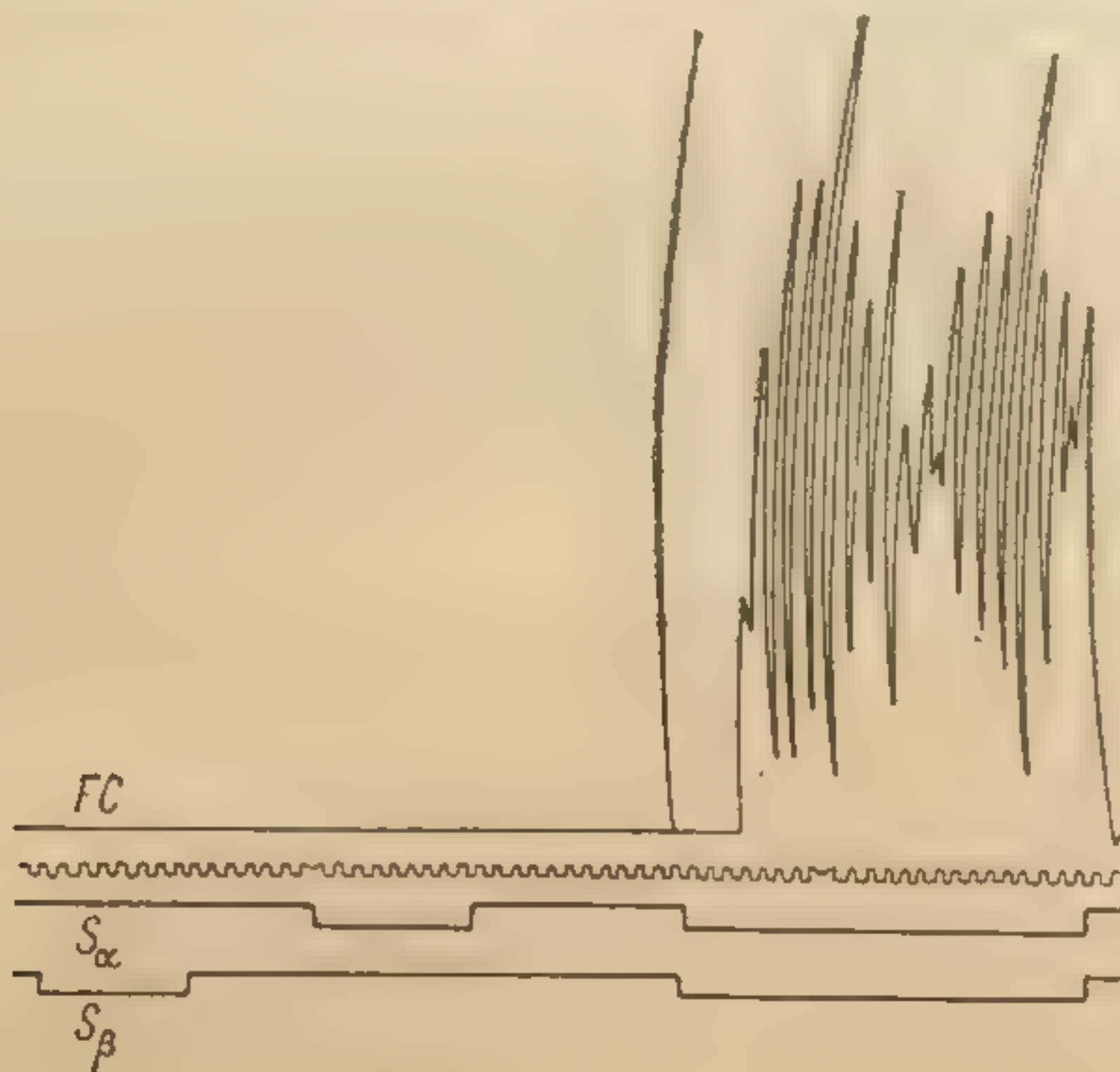


Рис. 38. Суммация рефлекса (параллельная спинальная индукция).

Сверху вниз: FC — миографическая кривая сгибателя бедра (чесательный рефлекс), вертикальный штрих, предшествующий реакции, совпадает с нисходящими отметками S_α и S_β ; время, в 0.2 сек.; линия S_α (каждый нисходящий отрезок соответствует времени раздражения кожи плеча, принадлежащей к области дуги, см. рис. 13, Б; величина раздражения — подпороговая, вследствие чего рефлекторной реакции в FC не получено); линия S_β (каждый нисходящий отрезок соответствует времени раздражения также подпороговой величины, точки кожи на 8 см от R_α). Хотя оба раздражения поочередно не в состоянии вызвать рефлекс, взятые одновременно, они быстро его вызывают. Следовательно, две дуги R_α и R_β взаимно усиливают друг друга в их действии на общий конечный путь FC (эффект суммации, параллельная спинальная индукция).

обоих цепей тока. Слабая кокаинизация любой из кожных точек упраздняет этот эффект. Более того, он сохраняется, если применяются слабые локальные механические раздражения. Поэтому создается впечатление, что дуги, начинающиеся в двух точках, например точках R_α и R_β (рис. 13, Б), находятся во взаимоотношениях такого рода, что одна из них усиливает другую, что видно из эффекта на общем конечном пути.

Очевидно, что подобное усиление — моментальная спинальная индукция — может осуществляться одним из двух путей. Схема (рис. 13, Б) изображает общий конечный путь как состоящий из одного нейрона. Этот единственный нейрон подобен тысяче других.

Во-первых, возможно, что в случае, когда рефлекс возбуждается с R_α , лишь отдельная группа двигательных нейронов, образующая общий конечный путь, оказывается вовлеченной в реакцию, равно и другая группа вовлекается, если рефлекс возникает с R_β . Если обе эти группы в составе общего конечного пути являются отдельными группами, объяснение усиления, отмеченного в ответной мышечной реакции, может состоять в механическом суммировании сокращений, наступающих в двух отдельных полях мышечной ткани, каждое из которых слишком слабо само по себе, чтобы привести к сколько-нибудь заметному движению без помощи другого. Иными словами, усиление в данном случае было бы обусловлено не ответной реакцией нейронов, составляющих общий конечный путь (рис. 13, *Б*, *FC*), когда интенсивность реакции нарастала бы от клетки к клетке при комбинированном раздражении R_α и R_β сильнее, чем при поочередном их раздражении, но явилось бы результатом активности вовлеченных в реакцию нейронов *FC*, которая попросту увеличивалась при раздражении сразу двух точек кожи.

Во-вторых, возможно, что все нейроны общего конечного пути составляют вместе почти полностью объединенный аппарат, так что раздражение в точке R_α возбуждает, или способно возбудить все эти клетки, равно как раздражение в точке R_β возбуждает или способно возбудить также все нейроны. Поэтому вопрос о характере усиления — это вопрос об интенсивности и экстенсивности.

Чесательный рефлекс предоставляет некоторую возможность для рассмотрения этого вопроса. Ритм этого рефлекса характеризуется практически одной и той же частотой, вызван ли сильный или слабый рефлекс; таким образом, высока или низка амплитуда сокращений, они наступают практически с одной и той же частотой. Предположим, что рефлекс был вызван раздражением кожи в точке R_α (рис. 13, *Б*), а также, что раздражитель был слабый, вызвавший только слабый рефлекс. Затем пусть будет раздражаться также и точка кожи R_β и пусть раздражения этой точки чередуются с раздражениями в точке R_α . Тогда, если два нервных пути адресуются к двум различным системам единиц в сложном комплексе двигательных нейронов, составляющих общий конечный путь, должны были бы проявиться признаки ритмов, поскольку мышечные волокна (флексоров бедра) в состоянии отвечать на ритм, значительно более частый, чем 4 в секунду. Однако в действительности ритм не ускоряется и не изменяется (рис. 18, 19, 20 и 21). Не наступает даже никакого прерыва ритма. Поэтому можно считать, что по каким-то причинам раздражение второй точки R_β осталось полностью без эффекта. Это, однако, не так, поскольку раздражение в R_β часто приводило к увеличению амплитуды (рис. 18) отдельных сокращений ритмического рефлексорного движения, хотя и не изменяло его ритма.

Это изменение амплитуды показывает, что рефлекс со второй точки кожи также осуществляется, как и с первой точки. Но взаимовлияние ритмов обоих рефлексов при этом не происходит. Очевидно, центральный механизм, на который действует раздражение R_3 , благодаря раздражению R_2 переводится в состояние рефрактерности, которое раздражением в R_3 не нарушается. Это значит, что рефрактерное состояние, вызванное в центральном механизме раздражением R_2 , возникает в момент, когда возбуждение из R_3 доходит до него. Центральный механизм, испытывающий влияние с R_3 , должен, таким образом, быть общим для обоих рефлексов с R_2 и с R_3 , а так как этот эксперимент можно повторить многократно, используя различные пары точек рецепторного поля, то практически все нейтроны FC оказываются общими для всех воспринимающих точек рецептивного поля. Цваадемекером [272] было также показано, что рефрактерная фаза, продемонстрированная им на акте глотания, распространяется на весь рефлекторный центр как правой, так и левой стороны.

Далее, как было показано выше в разделе суммации, однократный удар индукционного тока, даже сильный, в моих опытах никогда не вызывал чесательного рефлекса, но последовательность ударов, даже малой интенсивности, благодаря суммации вызывала этот рефлекс. Однако, чтобы суммироваться, отдельные удары тока должны следовать один за другим через довольно короткие интервалы, причем чем короче интервал, тем меньше интенсивность раздражений. Допустим, индукционные удары наносятся в точке R_2 с частотой 1 в секунду и данная интенсивность их оказывается недостаточной для того, чтобы вызвать рефлекс. Предположим, что последовательность индукционных ударов, приложенных к точке R_3 , также не в состоянии вызвать реакцию. Далее, предположим, что в то время раздражение прикладывается к R_2 и не вызывает рефлекса, вторая последовательность раздражений наносится в точке R_3 , причем таким образом, что раздражения R_3 приходятся по времени как раз между раздражениями R_2 . Раздражения, объединенные таким образом, достаточны для того, чтобы вызвать рефлекс. Очевидно, внутренняя перестройка возбуждения не происходит только в пределах дуг, к рецепторным окончаниям которых прикладывается внешнее раздражение. Она распространяется на другие виды дуг, относящиеся к рефлексу того же типа, в особенности к тем, которые возникают в непосредственном соседстве с дугами рецептивного поля, подвергшимися раздражению. Подпороговое раздражение одной точки поля облегчает ответную реакцию на 8 см от первой, если только второе раздражение наступает в пределах времени суммации; при этом, однако, время суммации короче, чем в случае, если раздражения наносятся в одном и том же месте, и в особенности оно коротко тогда, когда расстояние между двумя раздражаемыми точками значительно.

Отеч
изменен
ханизм
сается
теряют
до едва
сильным
ово рас
как с це
того же
щиеся в
берущие
меньше,
суммаци
нии тесн
Немедле
хорошо
Взаим
по-видим
чается и
роль. С
что в оче
составля
рефлексо
В че
обоих ре
между ре
 R_2 и R_3 ,
на этапе
слияния
по причи
мне каже
Соотно
рецептивн
одной осо
собаки пе
раздражен
ность точ
раздражен
леко, а ес
правлении
жением, н
область ко
лежащей з
новить с
(рис. 39).
чесательны

Отсюда мы можем представить себе картину распространения изменений возбудимости, вызываемых в этом рефлекторном механизме одиночным кратковременным раздражителем. Что касается распределения во времени, эти изменения постепенно теряют степень выраженности, начиная от раннего максимума до едва обнаруживаемых спустя 1400 сигм, если раздражитель был сильным. Что же касается пространственного распределения, оно распространяется с периферических раздражающих дуг A_1 , как с центров, к интраспинальным отделам других дуг рефлекса того же типа, однако среди них оно захватывает дуги, начинающиеся в коже по соседству с A_1 в большей степени, чем дуги, берущие начало от более отдаленных точек, и длится в последних меньше, чем в основных дугах. Отсюда и более короткое время суммации. Экнер уже давно настоятельно заявлял о существовании тесной связи между «облегчением» (Bahnung) и суммацией. Немедленная спинальная индукция, о которой говорилось выше, хорошо поясняет сказанное.

Взаимное усиление двух чесательных рефлексов является, по-видимому, вопросом интенсивности. Однако при этом не исключается и фактор экстенсивности, также играющий какую-то роль. Существуют данные (лекция 3), говорящие о том, что в очень слабых рефлексах активны не все отдельные нейроны, составляющие общий конечный путь, хотя в случае более сильных рефлексов все нейроны могут оказаться включенными в реакцию.

В чесательном рефлексе взаимный усиливающий момент обоих рефлексов уменьшается по мере увеличения расстояния между рецепторами дуг. Чем ближе друг к другу точки кожи R_a и R_b , тем значительнее взаимное усиление эффектов обеих дуг на этапе FC . Это могло бы говорить о наличии физического взаимодействия раздражающих токов, приложенных к R_a и R_b , однако по причинам, изложенным выше, такое перекрывание стимула, мне кажется, можно исключить.

Соотношение между степенью усиления и степенью близости рецептивных точек может стать более понятным благодаря еще одной особенности рефлекса. Чесательный рефлекс у спинальной собаки перемещает конечность примерно в направлении места раздражения. У спинальной собаки рефлекс не доводит конечность точно до раздражаемой точки кожи, однако если место раздражения лежит далеко впереди, нога выносится также далеко, а если оно лежит позади, и нога выносится в том же направлении. Поэтому чесательный рефлекс, вызванный раздражением, нанесенным значительно позади и выше на дорсальную область кожи, не вполне подобен чесательному рефлексу с точки, лежащей значительно впереди и ниже. Эти различия легко установить с помощью графической регистрации движений бедра (рис. 39). Установлено, что чем больше сходство между двумя чесательными рефлексами, полученными с двух отдельных точек

кожи, тем сильнее взаимное усиление двух эффектов с этих двух рецептивных точек на общем конечном пути FC (рис. 38 и 40). Иными словами, взаимосвязь между рефлексам выражена тем больше, чем больше они сходны друг с другом, а самое сходство это увеличивается по мере уменьшения расстояния между ре-



Рис. 39. Чесательный рефлекс.

Сверху вниз: миографическая кривая — запись сгибания бедра при чесательном рефлекс; время, в 0.2 сек.; сигнальная линия (понижение соответствует времени раздражения, ср. с рис. 14, 18, 19, на которых возбуждаемые кожные точки лежат значительно более впереди и вентрально в пределах поля и объем сгибания намного меньше). Рефлекс был получен с помощью униполярной фарадизации кожной точки, расположенной довольно далеко позади и близко к спине в пределах рецепторного поля. Интенсивное тоническое сгибание сопровождается клоническими чесательными движениями.

цепторными точками на поверхности кожи. Я наблюдал взаимное усиление рефлексов при расстоянии между точками в 20 см в пределах рецепторного поля чесательного рефлекса, но получить взаимоусиление между самыми отдаленными дугами рецепторного поля мне не удалось. В настоящее время у меня нет данных, чтобы судить, ослабляется ли при этом взаимодействие между реакциями до полного исчезновения, или переходит в антагонизм.

Вся совокупность точек каждой поверхности, с которых вызывается чесательный рефлекс, может быть названа рецептивным полем данного рефлекса. Рецептивное же поле рефлекса может быть представлено как ряд точек, с каждой из которых может быть получен рефлекс. Однако рефлекс в том виде, в каком он получается с различных точек его рецепторного поля, не во всех случаях один и тот же. Так, нога направляется всякий раз к несколько различным участкам в соответствии с тем, с какой точки

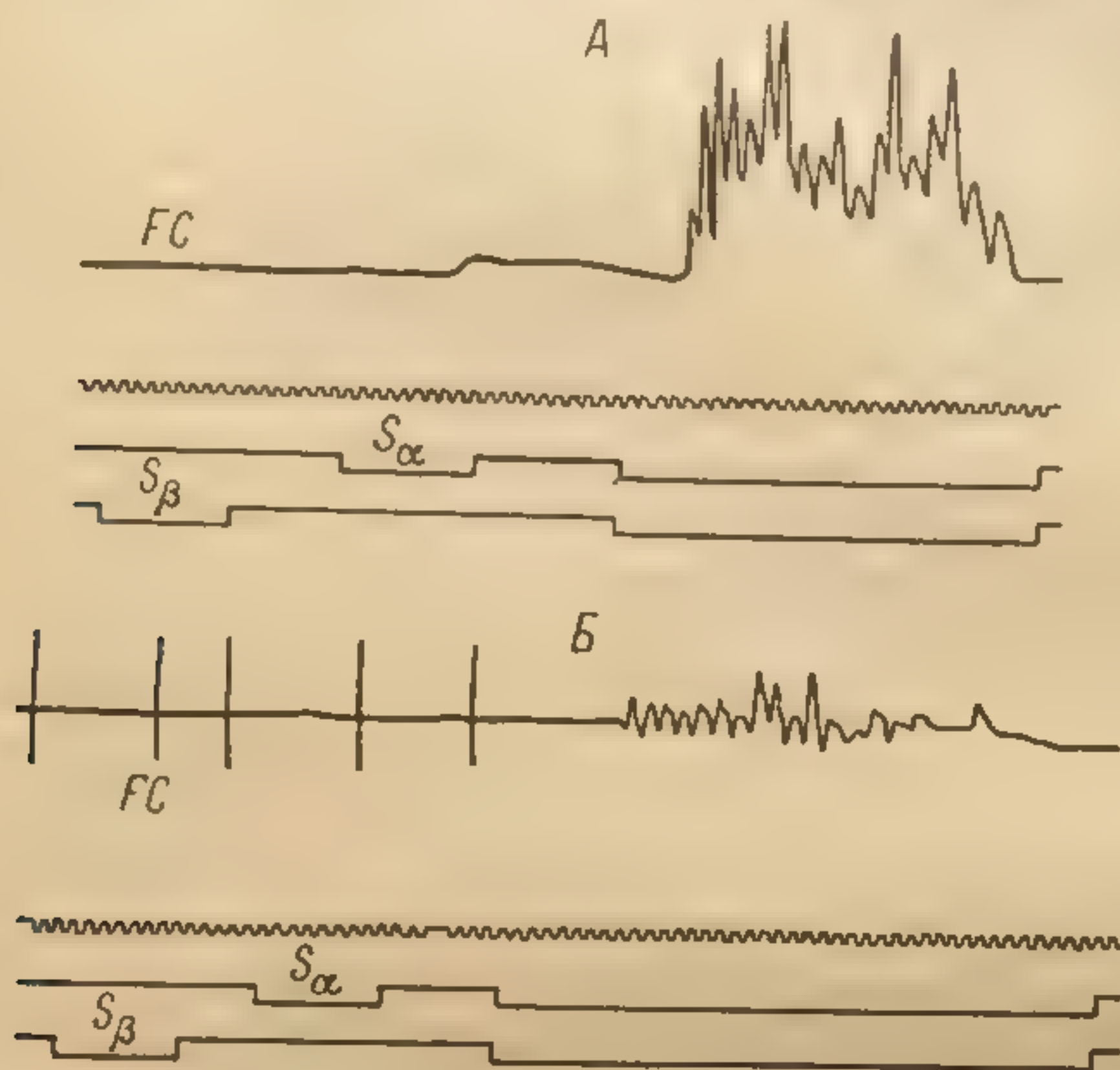


Рис. 40. Суммация рефлексов (параллельная спинальная индукция). Рефлекторная реакция Фленсера в чесательном рефлексе (FC).

Обозначения те же, что на рис. 38, однако расстояние между двумя кожными точками больше: на А оно составляет 15 см, на Б — 20 см. Вертикальные штрихи на монограмме FC на Б указывают последовательность нанесения и прекращения раздражения S_β и S_α , а также одновременного раздражения обеих точек.

был вызван чесательный рефлекс. То же самое наблюдается в случае отбирательного рефлекса с задней ноги спинальной лягушки. Это значит, что говоря о чесательном рефлексе вообще, мы имеем в виду группу рефлексов, более или менее схожих друг с другом, использующих примерно один и тот же моторный аппарат примерно одним и тем же способом и в той или иной степени принадлежащих к одному типу. И эта группа отдельных рефлексов образует одну физиологическую группу не только за счет их сходства, но и потому, что они гармонично воздействуют на общий конечный путь, а во многих случаях имеет место взаимное усиление при их действии на общем конечном пути. Их интраспинальные механизмы в большей или меньшей степени объеди-

няются в одно целое. Рефлекс, например чесательный, понимаемый в общем плане, может быть поэтому назван *типовым рефлексом*. Характер согласованности, существующий между отдельными рефлекторными реакциями, объединенными в рефлекс одного типа, может служить указанием для обозначения их как сопряженных рефлексов, а их дуг как сопряженных дуг.

Подобным же образом обстоит дело и с другими рефлексами: флексорным рефлексом с задней конечности, рефлексом с ушной раковины, экстензорным толчком, перекрестным разгибательным рефлексом задней конечности, шейным рефлексом и др., причем каждый из них является типовым рефлексом. Каждый представляет собой группу рефлексов. Индивидуальные рефлексы, вошедшие в состав каждого из этих типовых рефлексов, состоят в таких соотношения друг с другом, что функционируют в определенной слаженности в области общего конечного пути, и, таким образом, являются аллированными рефлексами и используют аллированные дуги. Величина рецепторного поля каждого типового рефлекса обычно значительна. Она много больше в рефлексах одного типа и меньше в рефлексах другого типа. Так, поле ипсилатерального флексорного рефлекса задней конечности собаки более обширно, чем поле экстензорного толчка той же ноги. В пределах рецепторного поля рефлекса любого типа не все рецепторные точки вызывают рефлекторную реакцию с одинаковым успехом. С некоторых точек поля рефлекс вызывается легче, с других точек его получить труднее, и с ряда точек — еще более трудно. Участок, с которого рефлекс получить труднее всего, расположен обычно по периферии рецептивного поля данного рефлекса; причем их участки, где порог раздражения наиболее низок, обычно лежат на довольно большем расстоянии от границ поля, но это расстояние не всегда одно и то же.

Рефлекторный ответ на действие слабого раздражителя в этом центральном фокальном участке близок по величине к реакции на сильный раздражитель, приложенный к периферическому участку поля. Рефлексы той интенсивности, которая могла быть получена с периферической зоны поля, легко вызываются при раздражении фокального участка. В случае флексорного рефлекса задней конечности собаки такой фокальной зоной рецептивного поля являются подушечки пальцев и плантарная поверхность стопы. В чесательном рефлексе у собаки фокальная зона располагается вдоль той части поля, которая прилежит к средней дорсальной линии туловища, и в особенности (как это видно после низкой перерезки в области шеи) к заднему краю лопаточной области, например на рис. 13, 1, от цифры 5 до 15 по горизонтали дорсально до 9 по вертикали. Различия между пороговыми величинами раздражения для рефлексов с разных точек поля весьма значительно. Хотя абсолютные значения пороговых величин

могут значительно изменяться у одного и того же животного в разное время даже день ото дня, различия относительных величин от участка к участку одного и того же поля обычно приблизительно одинаковы. Однако эти относительные различия могут нарушаться вследствие локального утомления и пр. Объединение алипированных рефлексов, вызванных с одного рецептивного поля, стремится уравнивать слабые раздражения, нанесенные на обширные поля, и более интенсивные раздражения, приложенные к небольшим полям. Паркер [253] показывает, что при положительном фототропизме у лягушки, когда свет падает на ее кожу, интенсивность реакции изменяется пропорционально величине поверхности освещаемой кожи.

УСЛОЖНЕНИЕ РЕФЛЕКСОВ

Одно и то же поле воспринимающей поверхности может содержать и обычно содержит рецепторные точки более чем одного вида чувствительности. Так, кожное поле может содержать рецепторы, из которых одни специализированы для восприятия механических раздражений, другие — химических, третьи — температурных и т. д. В этом случае рецепторы двух различных видов чувствительности могут оба вместе и не вызывать рефлексов, принадлежащих к одному и тому же типу, т. е. рефлексов, которые относятся друг к другу как алипированные рефлексы. Например, на подошве ноги собаки одновременно находятся рецепторы, из которых одни возбуждаются механическими, не вредящими (тактильными) раздражениями, другие же — механическими раздражениями ноцицептивного характера [252]. Рефлекс, вызванный на конечности посредством раздражения обоих видов рецепторов, не усиливают друг друга, но противодействуют один другому. Однако в щупальцах актинии *Aiptasis saricola* сосуществуют рецепторы двух видов: одни — воспринимающие тактильные раздражения, другие — воспринимающие определенные химические раздражения (Нагель [146]). Рефлекс, вызванный с этих рецепторов с помощью комбинации механических и некоторых химических раздражителей, вызывали однонаправленное действие, взаимно усиливая друг друга (Нагель). Подобные же наблюдения были сделаны на силуровых рыбах (*Siluroidei*), например *Ameiurus* (Геррик [250]). Соединение такого рода рефлексов можно сравнить с ассоциированной комбинацией ощущений различного характера, для которой Гербарт [12b] ввел наименование «усложнение».

Существует аналогия между совместностью рефлекторных движений с двух рецепторов различного рода чувствительности и совместностью ощущений, которые могли бы возникнуть с этих рецепторов. Кожное ощущение боли несовместимо с ощущением простого прикосновения — боль подавляет тактильное чувство,

как ноцицептивный рефлекс на задней конечности спинальной собаки подавляет тактильную реакцию. В то же время вкусовые и тактильные ощущения, вызванные с одной и той же воспринимающей поверхности, например с языка, обычно сливаются друг с другом.

ПРОПРИОЦЕПТИВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Существует еще один важный класс явлений, когда рефлексy находятся в положении сопряженных. У громадного количества животных, тело, составляющее организм, подставляет окружаю-щей среде поверхностный слой клеток, а под ним массу клеток, более или менее укрытых поверхностным слоем от воздействий окружающих условий. Многие из факторов, посредством которых внешняя среда воздействует на организм, не проникают настолько глубоко, чтобы достичь клеток внутренних слоев. В поверхност-ном слое организма и располагается множество рецепторных клеток, обеспечивающих адаптацию организма к воздействию раздражений, исходящих из внешней среды. При этом сам ор-ганизм подобно окружающему его миру является ареной непре-рывных изменений, во время которых постоянно высвобождается энергия, проявляясь в виде химических, термических, механи-ческих и электрических эффектов. Это — микрокосм, в котором силы, действующие в виде раздражителей, непрерывно активны, как вокруг в макрокосме. Глубоко расположенные ткани, лежа-щие ниже поверхностного слоя, не снабжены рецепторами того же вида, что и на поверхности, но не полностью лишены последних. Они имеют рецепторы, специфичные именно для них самих. Ре-цепторы, лежащие в глубине организма, приспособлены для возбуждения в соответствии с изменениями, происходящими в самом организме, в особенности в мышцах и их вспомогаель-ных образованиях (сухожилия, суставы, кровеносные сосуды и т. д.). Так как в этих областях раздражения рецепторов исходят из самого организма, то их воспринимающая поверхность может быть названа п р о п р и о ц е п т и в н ы м п о л е м.

Таким образом, существует два основных подразделения рецепторных органов, и каждое поле в определенных отношениях принципиально отлично от другого. Поверхностное поле открыто для воздействия многочисленных превратностей окружающей среды. Оно ощущает весь бесконечный поток различных воздей-ствий, нескончаемо падающих на него из внешнего мира. Это поле — э к с т е р о ц е п т и в н о е, как его можно назвать, богато многочисленными и разнообразными рецепторами, которые в процессе приспособления выработались в организме.

Возбуждение рецепторов проприоцептивного поля в про-тивоположность возбуждению рецепторов экстероцептивного поля лишь вторично по отношению к агентам окружающей среды.

Возбуждение проприоцепторов наступает вследствие определенного действия, например мышечного сокращения, которое само явилось уже ответной, первичной реакцией на возбуждение поверхностного рецептора внешним фактором. Первичная реакция в большей части случаев бывает вызвана с рецептора экстероцептивного поля, богатого многочисленными и разнообразными рецепторами. Таким образом, рефлекс, возникающий с проприоцептивных органов, оказываются обычно связанными и пригнанными к определенным рефлексам с экстероцептивных органов. Реакция животного на раздражение одного из его экстероцепторов ведет к возбуждению определенных тканей, и активность этих последних, вызванная таким образом, в свою очередь возбуждает уже тканевые рецепторы, которые и выступают как проприоцепторы. Следовательно, мышечное движение, вызванное раздражением кожи спинальной собаки, изменение напряжения и формы мышц, движения в суставах и т. п. возбуждают рецепторы, заложенные в этих образованиях, что в свою очередь служит началом рефлекса по собственным нервным дугам, и их реакция часто оказывается сопряженной с рефлекторной реакцией, вызванной с кожи.

СВЯЗЬ ПРОПРИОЦЕПТИВНЫХ И ЭКСТЕРОЦЕПТИВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

В одном из типовых рефлексов, а именно чесательном рефлексе, рефлекторные дуги, обуславливающие появление рефлекса, возникают в обширном участке кожи и возбуждают одни и те же двигательные нейроны, т. е. они относятся друг к другу как сопряженные дуги. Кожное поле, с которого все эти дуги начинаются, мы назвали рецептивным полем рефлекса. Аfferентные нервы мышц, реализующих движение чесания, будучи возбуждены сами по себе, чесательного движения не вызывают. Точно так же, перерезка аfferентных мышечных нервов заметно не нарушает и не изменяет чесательного рефлекса. В случае флексорного рефлекса конечности дело обстоит иначе. Этот рефлекс, как и чесательный, в качестве своего источника имеет кожное поле. Рефлекс можно получить с дуг, начинающихся на обширном участке кожи, покрывающей заднюю конечность. Но, помимо этого, он может быть получен посредством раздражения различных аfferентных нервов мышц конечности. Раздражение центрального конца нерва флексорных мышц способно вызвать рефлекс. Подобным же образом рефлекс можно получить, раздражая аfferентный нерв экстензора (*vasto-crureus*) колена. И рефлекс мышц колена аллируется с рефлексом, полученным с кожи конечности. Подпороговое раздражение аfferентного нерва сгибателей колена, нанесенное одновременно с подпороговым раздражением кожи ноги, вызывает выраженный флексорный рефлекс.

Таким образом, в случае флексорного рефлекса, рецептивное поле включает в себя не только рефлекторные дуги, начинающиеся в поверхностных отделах, но и рефлекторные дуги, начинающиеся в глубоких отделах конечности. Будучи объединенным с экстероцептивным полем, этот рефлекс имеет включенное в него дополнительное проприоцептивное поле. Рефлекторные дуги, принадлежащие к экстероцептивным и проприоцептивным компонентам рефлекса, в полном согласии взаимодействуют и усиливают друг друга. В случаях подобного рода рефлекс с мышечно-суставного аппарата, по-видимому, усиливает рефлекс, начинающийся с кожи.

Рефлекторное сгибание ноги вызывается раздражением центрального конца перва мышц, сгибающих колено. Поскольку механическое раздражение этих сгибающих мышц, например сдавливание или сжатие их, вызывает рефлекторное торможение сокращения их антагонистов, что, как мы видели, является частью самого флексорного рефлекса, есть основания ожидать, что их собственное сокращение вызовет сгибающий рефлекс. Поэтому сгибающий рефлекс, вызванный с кожи, в процессе своего осуществления должен был бы стремиться вызвать вторичный флексорный рефлекс, который усилил бы первоначально, так как полученные порознь рефлекс с афферентного нерва ноги и подколенного нерва весьма похожи (рис. 37). Таким образом, отношения напоминают таковые в случае чесательного рефлекса с двух соседних точек рецептивного поля. Рефлексы, полученные с кожи ноги и с подколенной мускулатуры, являются сопряженными рефлексам. Здесь мы видим пример объединения и «проторения» между рефлексом с проприоцептивного поля и рефлексом с экстероцептивного поля.

Точно так же, если коленный толчок понимать как проявление тонического рефлекса с афферентных нервных окончаний, расположенных в мышцах, осуществляющих эту реакцию, то о многих рефlekсах с экстероцептивной поверхности хорошо известно, что они усиливают эту реакцию. Обстоятельные данные по этому вопросу приведены в монографии Штернберга [142]. В этих случаях рефлексы, которые сопряжены, и рефлексы, происходящие с усилением и проторением, не принадлежат к одной и той же категории в обычном смысле этого слова, но имеют рефлекторные дуги, берущие начало в рецепторных органах различного вида. Однако дуги их являются сопряженными дугами, так как они согласованно воздействуют на один и тот же общий конечный путь.

То, что удлинение рефлекторных сокращений, характерное для стрихнина, обусловлено возбуждением мышечных (проприоцептивных) рефлекторных реакций (Бальони [212, 245, 285], Ферворн [207, 245a]), вторичных по отношению к рефлексу, вызванному с других рецепторов, является еще одним примером

вторичности проприоцептивных рефлексов по отношению к экстероцептивным, о которой говорилось выше.

БОЛЕЕ КРУПНЫЕ ОБЪЕДИНЕНИЯ РЕФЛЕКСОВ

Рефлексы, дуги которых берут начало в рецептивных полях, еще далее отстоящих друг от друга, чем упоминавшиеся выше, могут находиться в сопряженных отношениях. У бульбо-спинальной собаки раздражение наружного пальца задней ноги вызывает рефлекторное сгибание конечности, раздражение каждого из остальных пальцев вызывает практически тот же рефлекс. Если же раздражение нескольких из этих точек производится одновременно, вызывается тот же рефлекс, но он наступает с большей вероятностью, чем если раздражается только одна из точек. К этим раздражениям может быть присоединено одновременное раздражение точек передней лапы противоположной стороны. Раздражение здесь само по себе вызывает сгибание задней ноги. При одновременном раздражении передней и задней лап сгибание ноги происходит как раньше, хотя может быть более легким. Это значит, что несколько отдельных рефлексов гармонично воздействуют на заднюю конечность.

Далее, к перечисленным воздействиям может быть присоединено одновременное раздражение хвоста и ушной раковины противоположной стороны тела. Рефлексы, получаемые при этом, содружественны с вышеописанными и также вызывают сгибание задней ноги. Экспер [99] показал, что при возбуждении различных точек в самой центральной нервной системе, точки, весьма удаленные одна от другой, производят протонение для реакций друг друга и для разнообразных рефлекторных реакций, получаемых с поверхности кожи. Рефлексы, возникшие в различных отдаленных друг от друга точках и осуществляемые по путям, проходящим в мозгу на значительном расстоянии один от другого, сходятся к одному и тому же моторному механизму (общий конечный путь) и гармонично воздействуют на него. Рефлекторные дуги, исходя из весьма различных участков, соединяются и согласованно действуют на одну и ту же мышцу. Двигательные нейроны мышц колена являются *terminus ad quem* рефлекторных дуг, возникших в рецепторах не только лапы своей стороны, но и в рецепторах передней лапы противоположной стороны, ушной раковины, хвоста и, несомненно, также с лабиринта, обонятельного органа и глаз. Таким образом, если мы возьмем за основу двигательный нерв, подходящий к мышце, то следует принять, что он состоит из некоторого числа нейронов, более или менее тесно связанных в один механизм. Из всех рефлекторных реакций организма значительное количество может быть объединено в группу, поскольку все они конвергируют в направлении к одному данному моторному механизму — общему ко-

нечному пути, активируют его и взаимно согласованы при этом между собой. По отношению к общему конечному пути они являются рефлексам, которые выше были определены как сопряженные рефлекс.

АЛЛИРОВАННЫЕ ТОРМОЗНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Сопряженные рефлекс, приводимые до сих пор, оказывали на общий конечный путь в качестве окончательного влияния возбуждающее действие, увеличивающее активность его как источника нервных импульсов. Однако можно показать, что тот же общий конечный путь оказывается также в связи с некоторыми рефлексам, исходящими из других рецепторных точек, которые подавляют его активность в качестве источника нервных импульсов. Рефлекс, оказывающие подобное влияние, являются тормозными, в то время как рефлекс, упоминавшиеся до сих пор, можно назвать возбуждающими. Тормозные рефлекс доступны для изучения главным образом при наблюдении того вида состояния рефрактерности, которое они выявляют в начале афферентной части их дуги, что видно при конкурирующих процессах, активирующих афферентный путь двух рефлекс.

В отношении одного и того же общего конечного пути некоторые возбуждающие рефлекс действуют согласованно друг с другом и усиливают один другого. Точно так же дело обстоит и в случае тормозных рефлекс. Так, рефлексорное торможение флексоров колена (у спинальной собаки) обычно можно вызвать раздражением кожи пальца противоположной задней конечности. Параллельное раздражение двух или более пальцев и тыльной части стопы конечности противоположной стороны взаимокординируются и усиливают друг друга в их рефлексорном торможении сгибателей колена. К этому можно добавить раздражение подошвы передней лапы той же стороны тела. Все эти рефлекс согласуются друг с другом, оказывая комбинированное тормозное влияние на сгибатели колена.

Содружество рефлекс по отношению к общему конечному пути может быть обширным и глубоким как в том случае, когда окончательный результат этих рефлекс представляет собой торможение, так и в том случае, когда этот результат проявляется в форме возбуждения. Поэтому, кроме категории сопряженных возбуждающих рефлекс, о которых говорилось выше, существует категория сопряженных тормозных рефлекс. В эту последнюю категорию входят подгруппы, аналогичные четырем уже упомянутым подгруппам сопряженных возбуждающих рефлекс. Так, например, рефлекс с проприоцептивных нервов подколенных мышц комбинируется (и взаимоусиливается) со сгибательным рефлексом с кожи ступни той же конечности и в конце концов тормозит экстензоры колена ноги одноименной стороны.

Однако существуют рефлексy, которые не являются ни полностью возбудительными, ни полностью тормозными. Например, флексорный рефлекс задней конечности (кошка и собака) представляет собой, как мы видели, в одно и то же время возбудительный рефлекс для флексорных нейронов и тормозный для экстензорных (колeно).

Такие рефлексy двойного знака могут находиться в согласованных отношениях друг с другом, например отдельные рефлексy типа флексорного.

Кроме того, имеются также рефлексy ни чисто возбудительные, ни чисто тормозные, а именно: рефлексy, которые во время действия или повторения раздражителя обнаруживают рефрактерный период. По-видимому, примером сказанному могут служить некоторые ритмические рефлексy, например чесательный или глотательный. Если рефрактерную фазу мы будем рассматривать как вид торможения, то эти рефлексy, как мы видели, являются рефлексами последовательного двойного знака. Они могут быть сопряженными по отношению друг к другу.

АНТАГОНИСТИЧЕСКИЕ РЕФЛЕКСЫ

Однако не все рефлексy, связанные с одним и тем же конечным путем, относятся друг к другу как сопряженные рефлексy. Предположим, что во время чесательной рефлексорной реакции будет приложено раздражение к лапе не раздражаемой стороны, а противоположной (рис. 13, Б). Левая нога, производящая рефлексорное чесательное движение в ответ на раздражение кожи левого плеча, при раздражении правой ноги резко тормозится, хотя раздражение плеча с целью вызвать чесательное движение продолжается без малейших изменений. Раздражение правой ноги временно прерывает движение чесания, или внезапно обрывает его, или задерживает его начало. Какой из этих эффектов будет иметь место, зависит от временных соотношений между раздражениями (рис. 41). Иногда наступает торможение чесательного рефлекса, если сокращение мышц, вызванное другим рефлексом, конфликтующим с данным, невелико. Имеет место интерференция двух рефлексов, и один из них тормозит другой. Общий конечный путь, используемый левым чесательным рефлексом, является также общим для рефлекса, получаемого с правой ноги. Этот последний рефлекс вызывает разгибание колена противоположной (левой) стороны и тем самым постоянное возбуждение экстензорных нейронов этого колена и постоянное торможение флексорных нейронов [300]. Однако чесательный рефлекс вызывает ритмическое возбуждение флексорных нейронов. Поэтому в происходящем конфликте эти нейроны являются общим конечным путем, оказывающимся под влиянием двух антагонистических рефлексов, один из которых возбуждает во

флексорных нейронах ритмические разряды 4 раза в секунду, в то время как другой непрерывно подавляет в них все разряды. Между двумя рефлексам, «впадающими» в один и тот же общий конечный путь, существуют антагонистические отношения.

Во всех этих формах взаимодействия имеет место как бы соревнование между раздражителем, вызывающим один рефлекс, и раздражителем, возбуждающим другой рефлекс. Оба раздражителя действуют одновременно, и результат действия одного мешает проявлению другого на этапе общего конечного пути.

Окончательный же характер реакции в значительной степени зависит от соотношений во времени приложения двух раздражителей, борющихся друг с другом.

Далее, если в то время, когда раздражение кожи плеча вы-

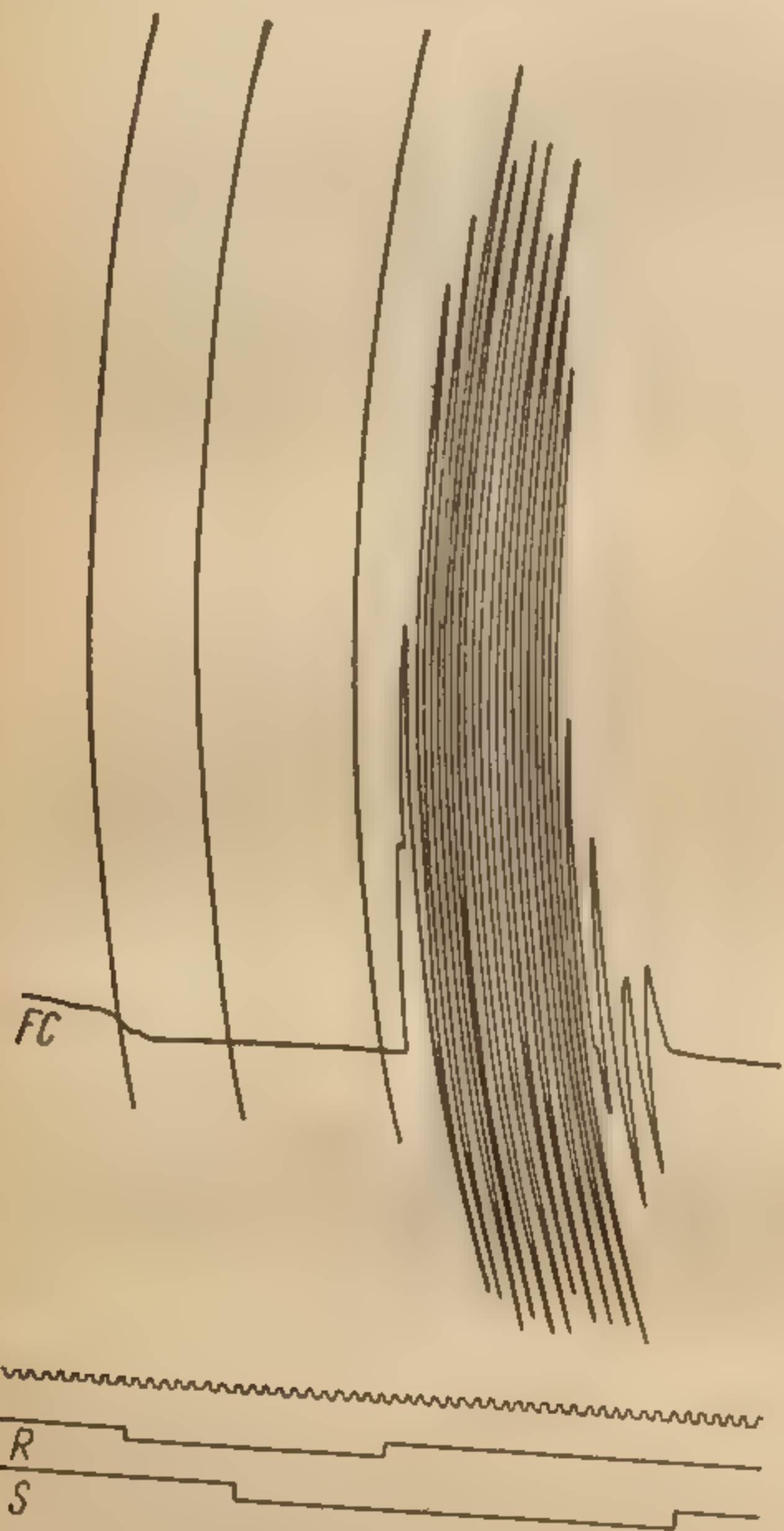


Рис. 41. Антагонизм между рефлексами. Взаимодействие рефлекса с кожи противоположной лапы с чесательным рефлексом.

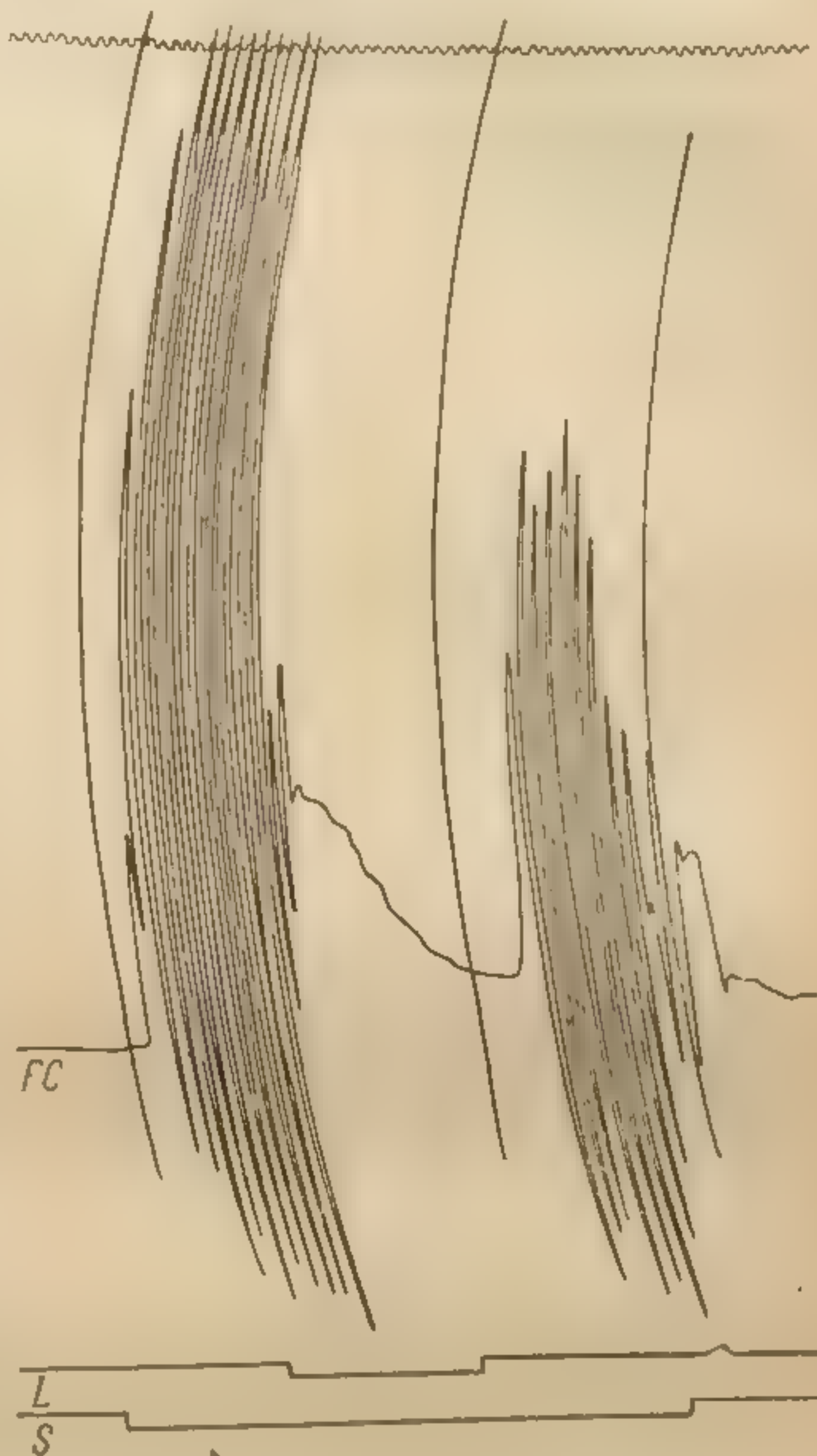
Сверху вниз: FC (миограмма флексорной мышцы левого бедра, отмечающая чесательный рефлекс, — см. рис. 13, Б, FC; вертикальные штрихи отмечают соответственно раздражение R, раздражение S и прекращение раздражения R); время, в 0.2 сек.; линия R (начало, продолжение и окончание кожного раздражения правой ступни — см. рис. 13, Б, R); линия S (те же обозначения раздражения кожи левого плеча — см. рис. 13, Б, R). Способность раздражителя S вызывать чесательный рефлекс обнаруживается только по окончании действия раздражителя R, т. е. S связывается с общим конечным путем (двигательный нейрон флексорной мышцы) только после того, как отключится от него. Раздражитель R после отключения S от FC вызывает слабое сокращение антагониста FC и одновременное небольшое расслабление FC.

зывает чесательный рефлекс, раздражать кожу задней лапы той же стороны, чесание может прекратиться [300] (рис. 42). Раздражение кожи задней лапы разнообразными раздражителями, грозящим возможным повреждением конечности, вызывает сгибание ноги, вследствие чего последняя отделяется от раздражителя благодаря устойчивому сокращению сгибательной стопы, колена и бедра. В этой реакции рефлекторная дуга (в общих чертах она подобна дугам, указанным в схематических изображениях чесательного рефлекса) состоит: 1) из воспринимающего

(ноцицептивного) нейрона (рис. 13, *Б*, *Z*) от лапы до спинального сегмента; 2) из двигательного нейрона (рис. 13, *Б*, *FC*), направляющегося к мышце, сгибающей, например, бедро (короткий интраспинальный нейрон, переключающая клетка (фон Монаков), возможно, существующая между воспринимающим и двигательным нейронами, но не изображенная ради простоты рисунка). Следовательно, в данном случае имеется дуга, оканчивающаяся тем же общим конечным путем *FC*, что и *R_α* и *R_β* (рис. 13, *Б*). Мо-

Рис. 42. Антагонизм рефлексов. Взаимодействие между рефлекторным движением сгибателя левого бедра *FC*, вызванным вследствие возбуждения нервной дуги с левой лапы (рис. 13, *Б*, *L*) и чесательным рефлексом.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; *FC* (миограмма флексора левого бедра; вертикальные штрихи указывают начало действия раздражителя *S*, прекращение действия раздражителя *L* и прекращение действия раздражителя *S*); линия *L* (раздражение лапы); линия *S* (раздражитель, вызывающий чесательный рефлекс). Раздражение кожи спины (рис. 13, *А*), вызывающее чесательный рефлекс, началось в момент, отмеченный на линии *S*, и продолжалось соответственно отметке. Далее соответственно длительности, отмеченной на линии, раздражалась лапа. Это раздражение прерывает клонические рефлекторные чесательные движения, как видно на рисунке. Примечательно, что перерыв чесательных рефлекторных движений вследствие рефлекса с лапы не наступает сразу, как только начинается раздражение лапы, а также то, что он продолжается в течение короткого времени после прекращения раздражения лапы.



торный нерон *FC* является путем как для данной дуги, так и для дуги чесательного рефлекса. Обе эти дуги используют один и тот же эффекторный орган, а именно, сгибатель колена, и используют его через посредство конечного пути *FC*. Однако, хотя каналы обоих рефлексов впадают в один и тот же общий конечный путь, возбудительный флексорный эффект, специфичный для каждой реакции, в обоих случаях резко различен. В чесательном рефлексе флексорный эффект периодичен; в ноцицептивном сгибательном рефлексе флексорный эффект постоянен.

На рис. 42 виден результат конфликта между обоими рефлексам. Один из них вытесняет другой на общем конечном пути. Компромисса, по-видимому, нет. Чесательный рефлекс отменяется рефлексом с нодипцептивной дуги лапы одноименной стороны. Раздражение, до сих пор достаточное, чтобы вызвать чесательный рефлекс, теперь более не эффективно, хотя оно и не прекращалось. Однако как только раздражение лапы прекратится, чесательный рефлекс восстанавливается. В этом отношении, хотя форсированного состояния инактивности не наступает, имеет место интерференция, которая равносильна, если полностью не идентична, торможению. Хотя активность в двигательном нейроне вообще не прекращается, одна из форм активности, которая имела место, внезапно прерывается, а другая форма становится на ее место. Раздражение лапы слишком слабое, чтобы вызвать реакцию, более интенсивную, чем минимальный рефлекс, нередко оказывается достаточным для того, чтобы прервать или резко оборвать, даже блокировать появление чесательного рефлекса.

Существо интерференции гомонимных флексорного и чесательного рефлексов заключается в том, что оба используют один и тот же общий конечный путь *FC* для различных эффектов, точно так, как это имеет место при интерференции перекрестных экстензорного и чесательного рефлексов. Очевидно, гомонимные флексорные и чесательные рефлексы оба используют один и тот же общий конечный путь *FC*, но используют для разных эффектов. Если двигательный нейрон, направляющийся к флексору колена, взять в качестве представляющего общий конечный путь, то гомонимный флексорный рефлекс побуждает его к разряду, тогда как перекрестный рефлекс тормозит. Поэтому, если прямой флексорный рефлекс находится в действии, раздражение лапы противоположной стороны тормозит флексорный рефлекс, разгибающий колено. Перекрестный разгибающий рефлекс, потому тормозит не только чесательный рефлекс, но также и гомонимный флексорный рефлекс.

Далее, во всех этих случаях интерференции между рефлексам. направление тормозного влияния обратимо. II, таким образом, чесательный рефлекс может быть не только заторможен, но способен и сам затормозить или гомонимный флексорный, или перекрестный экстензорный рефлекс; гомонимный флексорный рефлекс не только в состоянии оказаться заторможенным перекрестным рефлексом (рис. 32), но в свою очередь может тормозить перекрестный разгибающий рефлекс (рис. 33, 35). Таким образом, эти проявления интерференции обратимы по своему направлению. Условия определяют, какой рефлекс из двух или более конфликтующих рефлексов окажется преобладающим в овладении общим конечным путем и, следовательно, получит возможность проявиться.

Таким
рефлексы
разделят
ления,
и рефлексы
по их огн
сопряжен
бой из эт
является
лексов от
одни из
антагонист
жить при
конечного
нерва, на
Трудно
который б
координа
пути. В це
нейроны 1
ном Z, к к
боковой св
Единств
по-видимом
являться м
женные рес
Выше (л
мы пытали
должен явл
зованных п
фон Ленгос
устанавлива
единице, впу
вергируют, 1
(аксоне). Че
протекают, к
ных условия
ходит. Мест
ном обычно я
представляет
точка облада
в котором ил
с другом ил
это узловой п
которая явля
ционная точка
дендритами я
10 ч. ше

Таким образом, по отношению к общему конечному пути *FC* рефлексы, которые проявляются при посредстве этого пути, могут разделяться на рефлексы, возбуждающие его в одном направлении, рефлексы, возбуждающие его в другом направлении, и рефлексы, тормозящие его. Рефлексы, составляющие эти группы, по их отношению друг к другу в пределах одной группы являются сопряженными рефлексами. Но рефлекс, принадлежащий к одной из этих групп по его отношению к рефлексу другой группы, является антагонистическим рефлексом. Эта корреляция рефлексов относительно флексорного нейрона конечности, когда одни из них являются взаимно сопряженными, а другие взаимно антагонистическими по отношению к этому нейрону, может служить примером корреляции рефлексов вокруг любого общего конечного пути, например относительно каждого двигательного нерва, направляющегося к скелетной мышце [300].

Трудно переоценить значение внутренней природы механизма, который благодаря суммации или интерференции обеспечивает координацию, когда нейроны конвергируют на общем конечном пути. В центральной нервной системе позвоночных афферентные нейроны *A* и *B*, конвергируя к месту слияния с другим нейроном *Z*, к которому они направляются, не образуют какой-либо боковой связи друг с другом.

Единственным структурным звеном между *A* и *B* является, по-видимому, нейрон *Z*. Таким образом, сам нейрон *Z* должен являться местом слияния *A* и *B*, если оба они передают сопряженные рефлексорные реакции.

Выше (лекция 3) на основании данных морфологии перикария мы пытались показать, что в значительном числе случаев он должен являться узловым пунктом в проводящих путях, образованных нейроном. Работы Рамон-и-Кахала, ван Гехухтена, фон Ленгоссека и др., выполненные методами Гольджи и Эрлиха, устанавливают общее представление о нейроне как о проводящей единице, внутри которой большое число отростков (дендритов) конвергируют, встречаются и сливаются в одном исходящем отростке (аксоне). Через эту древовидную структуру нервные импульсы протекают, как вода внутри дерева — от корней к стволу. В обычных условиях проведения в обратном направлении не происходит. Местом соприкосновения дендритов друг с другом и с аксоном обычно является перикарий. Таким образом, этот последний представляет собой узловую точку в проводящей системе. Эта точка обладает особыми свойствами. Это не тот узловой пункт, в котором отдельные линии, встречаясь, перекрещиваются друг с другом или одна линия расщепляется на несколько других; это узловой пункт, где проводящие линии сходятся вместе с одной, которая является продолжением всех их вместе. Это — редукционная точка системы линий. Перикарий с его конвергирующими дендритами является, таким образом, именно той структурой,

какая необходима для осуществления пространственной суммации и параллельной индукции. Таким образом, нейрон Z может оказаться местом слияния и органом, где происходят процессы суммации и индукции. Морфология же нейрона в целом представляется именно такой, какую мы могли бы ожидать, исходя из принципа общего конечного пути.

Труднее обстоит дело с объяснением явления интерференции. Неясно, локализуется ли область, где разыгрываются антагонистические отношения внутри самого нейрона Z . Может быть, эта область — синаптическое поле. Мы располагаем данными Ферворна [207] о том, что интерференция, выражающаяся во влиянии A в точке Z на импульсы из B , не сопровождается сколько-нибудь заметным изменением возбудимости аксона Z . Z сам по себе если и является местом торможения, казалось бы должен был обнаружить это торможение по всему своему протяжению. Исследования аксона в этом направлении указаний не дают. Правда, известны более ранние эксперименты фон Бецоляда и Успенского [42], Бельмондо и Одди [122] и др., согласно которым порог прямой возбудимости двигательного корешка понижается при раздражении афферентного корешка. Это указывает на распространения эффекта облегчения на весь двигательный нейрон в противоположность данным Ферворна о центральном торможении. Эксперимент Ферворна, как и результат его, весьма ясен. Он заставляет нас искать какой-то другой механизм, общий A и B , за счет которого возможно бы было объяснить их взаимное влияние на реакции друг друга. Однако мы примем объяснение, обсуждавшееся выше (лекция 1), что в месте стыка A и Z , т. е. в синапсе AZ , а равно и между B и Z , т. е. в синапсе BZ , существует поверхность раздела, в физическом отношении представляющая мембрану, со всеми последствиями, из этого вытекающими. Представим себе некоторое число нейронов A , B , C и т. д., из которых каждый проводит через свой собственный синапс к нейрону Z . Синапсы AZ , BZ , CZ и другие представляют собой поверхности или мембраны, в которые Z входит в качестве фактора, общего им всем. Изменение состояния нейрона Z , по-видимому, должно воздействовать на состояние поверхности раздела или мембрану во всех синапсах, поскольку состояние Z — условие, общее для всех мембран подобного рода. Поэтому изменение состояния (возбуждение или торможение), вызванное в Z любым из нейронов A , B , C и др., включилось бы в качестве одного из условий нервной передачи в других синапсах, из других коллатеральных нейронов. В соответствии с этим находится распространение состояния рефрактерности в нейронах, о чем упоминалось выше. Изменение в нейроне Z , вызванное нейроном A , влияющим на Z , в этом случае, по-видимому, действует также и на место стыка последнего с другими нейронами B , C и др. Вероятно, этим обстоятельством

хотя бы частично объясняются явления интерференции. Порог Z для раздражения со стороны B до некоторой степени является функцией событий в синапсе AZ .

ЧАСТИЧНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ

Следует помнить, что весь общий конечный путь хотя и является функциональной единицей, часто (в особенности в некоторых рефлексах) оказывается сложным. Передко территория конечного пути одного сложного рефлекса частично является общей с территорией конечного пути другого рефлекса. В случае двух сложных рефлексов может оказаться, что эти рефлексy — сопряженные в отношении одной части множественного общего конечного пути и антагонисты в отношении другой его части. Мы можем проиллюстрировать это положение на примере все того же чесательного рефлекса. Выше говорилось, что чесательный рефлекс — реакция односторонняя. Строго говоря, это не совсем так. Верно, что если раздражать правую лапу или лопаточную область, чесательные движения совершает правая задняя нога, а если раздражается левая лопаточная область, эти движения производит левая конечность. Однако если в одно и то же время раздражаются обе плечевые области, чесательные движения совершает то одна, то другая конечность, но не обе вместе. Это показывает, что чесательный рефлекс, хотя с первого взгляда и кажется односторонним, в действительности не является таковым. Предположим, что если раздражается левое плечо, то и чесательные движения производятся левой ногой. При этом, однако, если внимательно наблюдать за правой ногой, можно увидеть легкое разгибание ее с некоторым отведением в сторону.

Это разгибание контралатеральной задней конечности, которое сопровождает чесательное движение гомолатеральной ноги, способствует поддержанию животного на трех ногах в то время, когда оно чешется с помощью четвертой. Предположим, что в то время, когда раздражение левого плеча вызывает чесательные движения левой ноги, на кожу правого плеча наносится сильное раздражение. Этот последний раздражитель нередко тормозит чесательное движение противоположной ноги и вызывает такое движение на своей стороне [300]. Это значит, что раздражение правого плеча не только заставляет флексорные мышцы ноги на своей стороне производить чесательные движения, но и тормозит флексорные мышцы ноги противоположной стороны, поскольку одновременно с возбуждением экстензоров этой конечности происходит торможение их антагонистов — флексоров. Двигательные нейроны сгибательных мышц левой ноги являются частью общего конечного пути чесательного рефлекса не только с кожи левого плеча, но также и с кожи правого плеча. Однако в первом случае общий конечный путь включается в ритмическую

деятельность, во втором — он оказывается в состоянии постоянного торможения.

Далее, гомонимный флексорный рефлекс задней ноги (спинальная собака) представляет собой лишь главную часть более сложного рефлекторного комплекса, который является билатеральным (рис. 37) и состоит из сгибания ноги той же стороны и разгибания ноги противоположной стороны (перекрестный разгибательный рефлекс). Раз это так, взаимоотношения между всей чесательной рефлекторной реакцией, например левой ноги, и таким же ноцицептивным рефлексом той же ноги таковы, что гомонимные, перекрещенные части каждого рефлекса интерферируют и относятся одна к другой как антагонистические рефлексы, тогда как перекрещенные части каждого рефлекса объединяются в возбуждении экстензорных нейронов и торможении флексорных нейронов правой ноги и являются сопряженными рефлексами.

Таким образом, совершается не что иное, как переключение общего конечного пути из одной системы рефлексов в другую. Это переключение и составляет существо изменений, имеющих место на каждом этапе упорядоченной последовательности реакций и формирующих в нормальных условиях поведение животного, не касаясь всех многочисленных вопросов взаимоотношений этих реакций и сознания. Это переключение наиболее отчетливо в том случае, когда группы рефлексов, между которыми происходит обмен общим конечным путем, являются антагонистическими системами. Случаями подобного рода, которые встречаются особенно часто, являются чередующиеся рефлексы и компенсаторные рефлексы (лекция 6).

КОЛИЧЕСТВО ОБЩИХ ПУТЕЙ

До сих пор о взаимодействии рефлексов в основном говорилось с точки зрения отношения их к общему конечному пути, причем так, как если бы рефлекторные дуги встречались только на общем конечном пути. Однако, как говорилось выше, рефлекторные дуги, в особенности более длинные, а также те, которые берут начало в отдаленных рецепторах, конвергируют и встречаются несколько раньше, чем они достигают своего общего конечного пути. Воспринимающие нейроны, т. е. индивидуальные пути рецепторов, обычно, а может быть всегда, доходят до вставочных путей (Хантер, 1770), которые в свою очередь проводят и конвергируют к конечным путям или же к последующим вставочным путям. Вставочные пути, таким образом, сами являются в различной степени общими для групп воспринимающих нейронов, «вливающихся» в эти пути. Поэтому они в какой-то мере сами являются общими путями [300]. Едва ли возможно сомневаться в том, что в чесательном рефлексе длинный нисхо-

дящий propriospinalный нейрон (рис. 30, Б, P_α или P_β) связан не с одним, а с целой группой афферентных нейронов (частные пути) рецепторов в той части кожного поля чесательного рефлекса, которое соответствует его собственному спинальному сегменту. Его вставочный путь поэтому является общим для импорными путями. Далее, строение сетчатки (Рамон-и-Кахал), обонятельной луковицы (Рамон-и-Кахал) и другое указывает на то, что проводящие волокна целых групп рецепторов сходятся на отдельных нейронах последующих этапов переключения. Таламические нейроны образуют путь, к которому конвергируют дорсальный тракт спинного мозга и спинно-мозжечково-педункулярный тракт. Таким образом, обычно каждый вставочный путь до некоторой степени является общим путем, так же как и обычный воспринимающий нейрон, т. е. частный путь [186] сам по себе уже есть общий для небольшого числа рецепторов. Окончательный путь отличается от промежуточных путей только тем, что он является общим на высшем уровне. Этим он отличается от вставочного конечного пути и назван выше общим конечным путем.

Если два или более афферентных нейрона конвергируют на третьем, который по отношению к ним является эфферентным и на котором, как показано выше, сливаются или интерферируют их влияния, то такая структура представляет собой механизмы координации [300].

Какой бы ни была интимная природа этого механизма, который обеспечивает координацию посредством формирования общего конечного пути из путей-участников, такие общие пути существуют в самих недрах строения центрального серого вещества нервной системы позвоночных. На это определенно указывают две особенности этой системы. Подсчеты Дональдсона и его сотрудников [209] показывают, что число афферентных волокон (частные пути), вступающих в спинной мозг человека, в три раза превосходит число эфферентных волокон (общие конечные пути), выходящих из мозга. Если к этому прибавить черепные нервы и так называемые оптические нервы (причем так как в последних образование общих путей начинается уже в сетчатке, число эфферентных путей пропорционально уменьшается), то можно принять число афферентных волокон в пять раз большим, чем число эфферентных. Таким образом, воспринимающая система относится к эфферентной части, как широкая входная часть воронки к ее узкому устью. Далее, каждый рецептор связан не с одним, но со многими, а может быть, и со всеми (пусть с некоторыми лишь посредством синапсов) афферентными путями. Сходство с воронкой усугубляется, если предположить, что в общей, так сказать, системной воронке, входное отверстие которой в пять раз шире выходного, проводящие пути от каждого рецептора могут мыслиться как воронка,

повернута таким образом, что широкий ее конец более или менее совпадает со всей плоскостью общего конечного пути [300]. Это дает некоторое представление о большом объеме общих конечных путей, возникших из составляющих путей.

Далее, достоверным фактом является то, что при стрихнинном отравлении мышца может активизироваться практически при раздражении любого афферентного нерва тела, другими словами: практически каждый общий конечный путь находится в связи с каждым рецептором организма. Нет необходимости принимать это положение буквально; если даже оно справедливо хотя бы приблизительно, то и тогда оно показало бы то широкое распространение, которое свойственно общим конечным путям.

ВЗАИМНАЯ ПЕЗАВИСИМОСТЬ РЕФЛЕКСОВ

В свете приведенных соображений возникает вопрос, существуют ли в организме рефлексy полностью нейтральные и индифферентные по отношению друг к другу. Это значило бы, что по отношению к какому-либо рефлексу, использующему данный общий путь, существует другой рефлекс, совершенно изолированный от первого, не связанный с ним и не антагонистический по отношению к нему. Выше указывалось, что объединение чесательных рефлексов постепенно ослабевает по мере увеличения расстояния между двумя рецепторными точками на поверхности кожи. Наступает ли при этом только простое исчезновение объединения или появляется антагонизм, по моим данным судить невозможно. Однако существуют рефлексy, которые у спинальной собаки действительно представляются полностью нейтральными и безразличными по отношению к чесательному рефлексу. Например, слабый рефлекс хвоста может быть вызван без всякой видимой интерференции его с чесательным рефлексом. Чем интенсивнее две рефлекторные реакции, тем в меньшей степени они нейтральны по отношению друг к другу. Таким образом, слабая рефлекторная реакция может быть получена с хвоста спинальной собаки без интерференции с шагательным рефлексом задней конечности, но интенсивный рефлекс (сильное раздражение) с хвоста тормозит (Гольц) шагательный рефлекс. Размеры поля ответной реакции рефлекса увеличиваются по мере увеличения интенсивности реакции. Два рефлекса могут быть нейтральными по отношению друг к другу, если оба слабо выражены, но интерферируют, если один из них или оба вместе достаточно интенсивны. Пока они слабы, они остаются реакциями локальными.

Однако тот факт, что рефлексy могут быть по отношению друг к другу нейтральными у спинальной собаки, еще не значит, что они останутся таковыми у животного, нервная система которого не повреждена. Главной особенностью строения центральной нервной системы высших позвоночных является то, что длинные

непрямые рефлекторные дуги, принадлежащие в качестве дополнительных цепей к более коротким прямым дугам, проходят через головной мозг. Если эти дуги интактны, число рефлексов, нейтральных один по отношению к другому, может быть меньшим. При наличии дуг больших проекционных рецепторов (лекция 9) и головного мозга в организме может иметься лишь немного точек, активность которых полностью независима по отношению одна к другой. Корреляция рефлексов с точек, достаточно отдаленных друг от друга, является основным вкладом головного мозга в нервную интеграцию индивида.

Наша концепция сводится к следующему. Большое число рецепторных дуг, если не все дуги нервной системы, группируются около одного общего конечного пути и подразделяются на объединения, неодинаково воздействующие на этот путь. На первый взгляд может показаться, что имеется только два типа таких объедине-

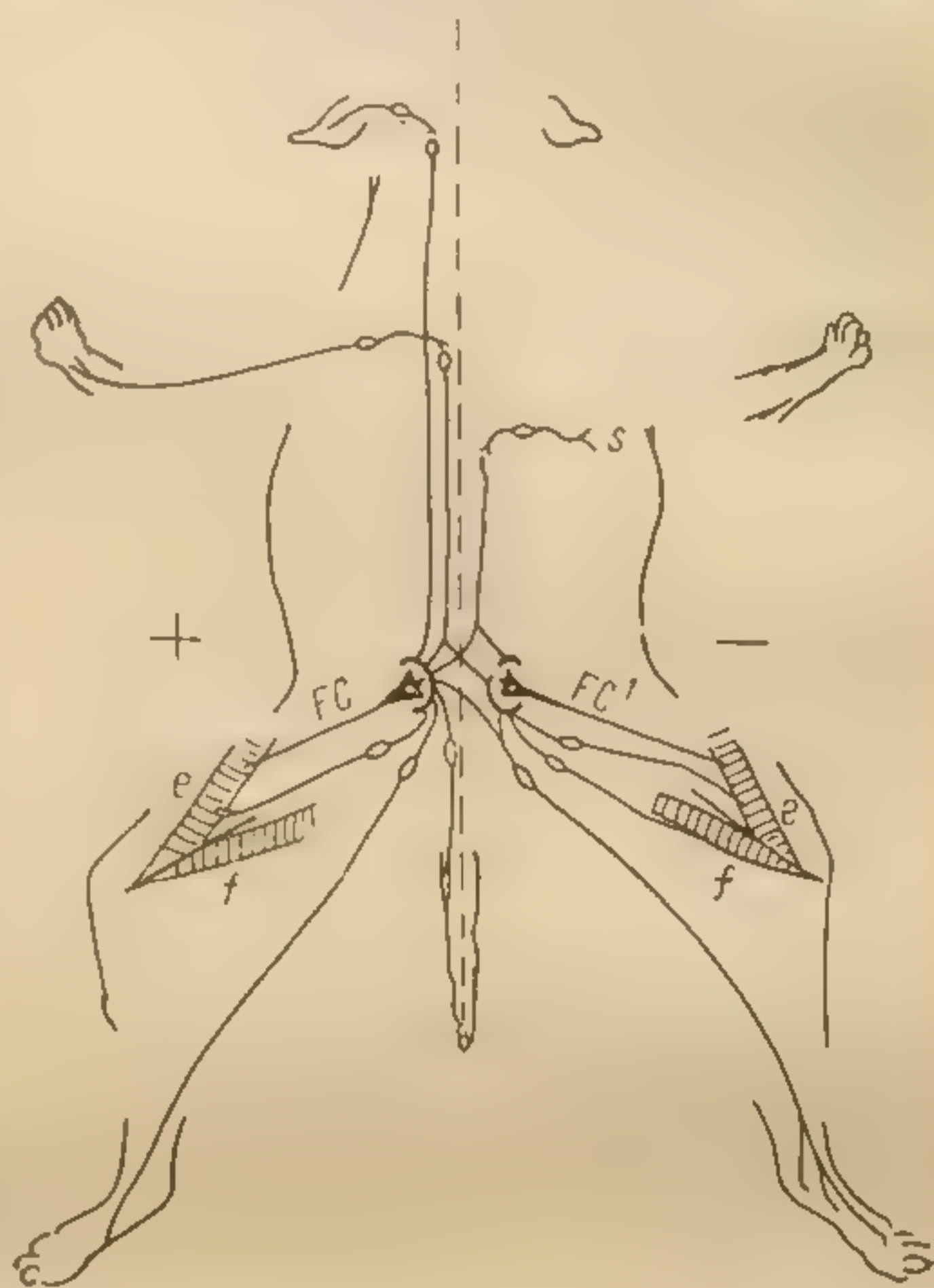


Рис. 43.

Объяснение в тексте. *s* — чесательный рецептор; *e* и *f* — экстензорные и флексорные мышцы колена.

ний, а именно объединения возбуждающие и объединения тормозящие общий конечный путь. Однако следует помнить, что мы находимся в самой начальной стадии познания временных соотношений между различными типами рефлексов. Так, временные соотношения экстензорного толчка колена спинальной собаки значительно отличаются от подобных соотношений перекрестного разгибательного коленного рефлекса, и они в свою очередь отличны от изменений экстензорного тонуса, который поддерживает коленный рефлекс, также отличный от чесательного рефлекса и т. д. (лекции 2 и 3). Из рефлексов, которые возбуждают общий конечный путь, одни возбуждают его совершенно иначе, чем другие. Их возбуждения интерферируют, если они конкурентны. Поэтому мы должны принять, что объединений должно существовать больше, чем два, если критерием раздражения их является интерференция, т. е. перерыв, смещение или подавление на общем конечном пути одного рефлекса другим.

Общий конечный путь является, таким образом, пассивным инструментом в руках отдельных групп рефлекторных путей. Я попытался изобразить это в очень упрощенном виде на рис. 43. На рисунке отдельные типовые рефлексы обозначены линиями, изображающими их пути. В качестве общего конечного пути (FC) взят двигательный нейрон *m. vasto-crureus* собаки или кошки. Рефлексы, которые функционируют как сопряженные рефлексы, на FC изображены в виде путей, окончания которых объединились около общего конечного пути. Рефлексы с возбуждающим эффектом (знак «плюс») помещены слева, с тормозным (знак «минус») — справа. Из пар рефлекторных реакций, образованных двумя рефлексами с двумя симметричными рецептивными точками — одной справа и одной слева, влияющих на общий конечный путь, в целях упрощения изображена только одна из пар. Чтобы получить дальнейшее указание на то, какие рефлексы воздействуют на FC , необходимо добавить к рефлексам, обозначенным на схеме как FC , объединение, подобное относящемуся к FC' . Это должно быть сделано, если учитывать остальные составляющие.

Примечательно, что во многих случаях конечный эффект спинального рефлекса, начинающегося с точки на поверхности тела одной стороны, оказывается билатеральным и проявляет свое действие на симметричных участках, но это действие противоположно по характеру, например тормозное на одной стороне и возбуждающее на другой. Поэтому рефлексы, начинающиеся с симметричных точек, обычно рефлексы антагонистические.

СЛОЖНЫ

Краткое
временно. Р.
Серое вещество
рефлексы. П.
нейни рефлек
ции. Рефлек
диация рефл
соединении
в том случае
стволы. Дви
нального ко
произвольно
раздражения
некоторый
реакция, на
отрицательн

В знач
рядоченное
нам прихо
ные и по
подойти к

Если р
лярной фа
вследствие
конечности
вается, по
Рефлектор
лей поверх
из очага р
конечности
Центро
ной реак
вокруг ко
тельствами

Лекция 5

СЛОЖНЫЕ РЕФЛЕКСЫ (СИМУЛЬТАННОЕ ОБЪЕДИНЕНИЕ)

Краткое содержание. Соединение рефлексов, осуществляющихся одновременно. Распространение рефлекторной ответной реакции вокруг фокуса. Серое вещество и линии рефлекторного сопротивления. Короткие и длинные рефлексy. Простые правила, которые можно расшифровать при распространении рефлекторной реакции. Законы Пфлюгера для спинальной иррадиации. Рефлекторный «рисунок». Вариабельность рефлекторной реакции. Иррадиация рефлексов, непосредственно связанная с вопросом о симультанном соединении рефлексов. Координация результатов рефлексов имеет место даже в том случае, когда раздражаются крупные смешанные афферентные нервные стволы. Движение, вызванное при помощи раздражения двигательного спинального корешка, не похоже на движение, вызванное рефлекторно или произвольно. Объем симультанного объединения рефлексов. Симультанные раздражения естественным путем объединяются в констелляции, в которых некоторый компонент характеризуется особой интенсивностью. Сложная реакция, наступающая в результате, содержит как положительные, так и отрицательные компоненты.

В значительной мере координация представляет собой упорядоченное сочетание рефлексов. При изучении координации нам приходится иметь дело и различать между собой одновременные и последовательные сочетания рефлексов. Нам предстоит подойти к рассмотрению первого вопроса.

ИРРАДИАЦИЯ

Если раздражать кожу стопы, например посредством униполярной фарадизации участка плантарной поверхности пальца, вследствие чего вызывается обычный флексорный рефлекс задней конечности собаки, то объем рефлекторного движения увеличивается, по мере того как растет интенсивность раздражения. Рефлекторный эффект распространяется по все большей и большей поверхности, как бы иррадируя в различных направлениях из очага рефлекторного разряда, который воздействует на заднюю конечность.

Центробежный разряд, получаемый при каждой рефлекторной реакции, в отношении своего пространственного центра, вокруг которого иррадиация варьирует в соответствии с обстоятельствами. В чесательном рефлексе претибialные мышцы,

обеспечивающие дорсальное сгибание стопы, по-видимому, оказываются в фокусе моторного разряда. Во флексорном рефлексе в случае, если вызванная реакция слаба, пучок глубоких мышц сгибающих колено, в моих опытах нередко представляется единственной частью всей мускулатуры, приводимой в действие. С другой стороны, если вызывается рефлекс средней интенсивности, часто можно видеть, как после осуществления рефлекса (при постоянном уровне раздражения) в продолжение нескольких секунд к сгибанию колена присоединяется сгибание бедра (см. рис. 44, Б). И, наконец, если применялся раздражитель сильный, интенсивное сгибание бедра совершается одновременно со сгибанием колена практически с самого начала реакции.

В моих опытах состояние спинального шока оказывалось весьма благоприятным для установления фокуса моторного разряда в рефлекторной реакции, так как в этом шокном состоянии часто оказывается, что часть мускулатуры, находящаяся в фокусе разряда, является единственной, которая в состоянии выполнить рефлекторное движение. Этим путем представляется возможным определить, например, какой рефлекс спинальной обезьяны соответствует тому или иному рефлексу спинальной собаки. У обезьяны тяжесть и длительность спинального шока оставляет действительной только местную ответную реакцию. Таким образом, слабое напряжение части мышц, сгибающих колено, в ответ на раздражение лапы у спинальной обезьяны с полной очевидностью показывает, что при этом вызывается флексорный рефлекс, получить который в полном объеме легче на спинальной собаке. У человека спинальный шок является состоянием, по-видимому, еще более тяжелым и длительным, чем у обезьяны. Наблюдаемые слабые и кратковременные сокращения, однако, могут все же служить указанием, каким рефлексам они соответствуют из тех же рефлексов у низших млекопитающих, где эти реакции более доступны для изучения.

Чем интенсивнее спинальный рефлекс (не считая рефлексов, осуществляющихся под действием стрихнина или других судорожных ядов), тем обширнее, как правило, область, на которую распространяется двигательный разряд, исходящий из фокального очага. Так, по мере увеличения интенсивности раздражения подошвы, вызывающего флексорный рефлекс, к сгибанию гомонимной задней конечности присоединяется разгибание гетеропимной задней конечности, далее разгибание в локте гомонимной передней конечности с оттягиванием плеча, сгибание в локте передней конечности, разгибание в запястье и некоторое выпячивание плеча, а также поворот головы в одноименную сторону и часто открытие рта и отведение хвоста в сторону [182, 275].

Соответственно с обстоятельствами (в особенности в отношении интенсивности раздражения) окончательный эффект сгибающего рефлекса может изменяться от минимального, охватывающего

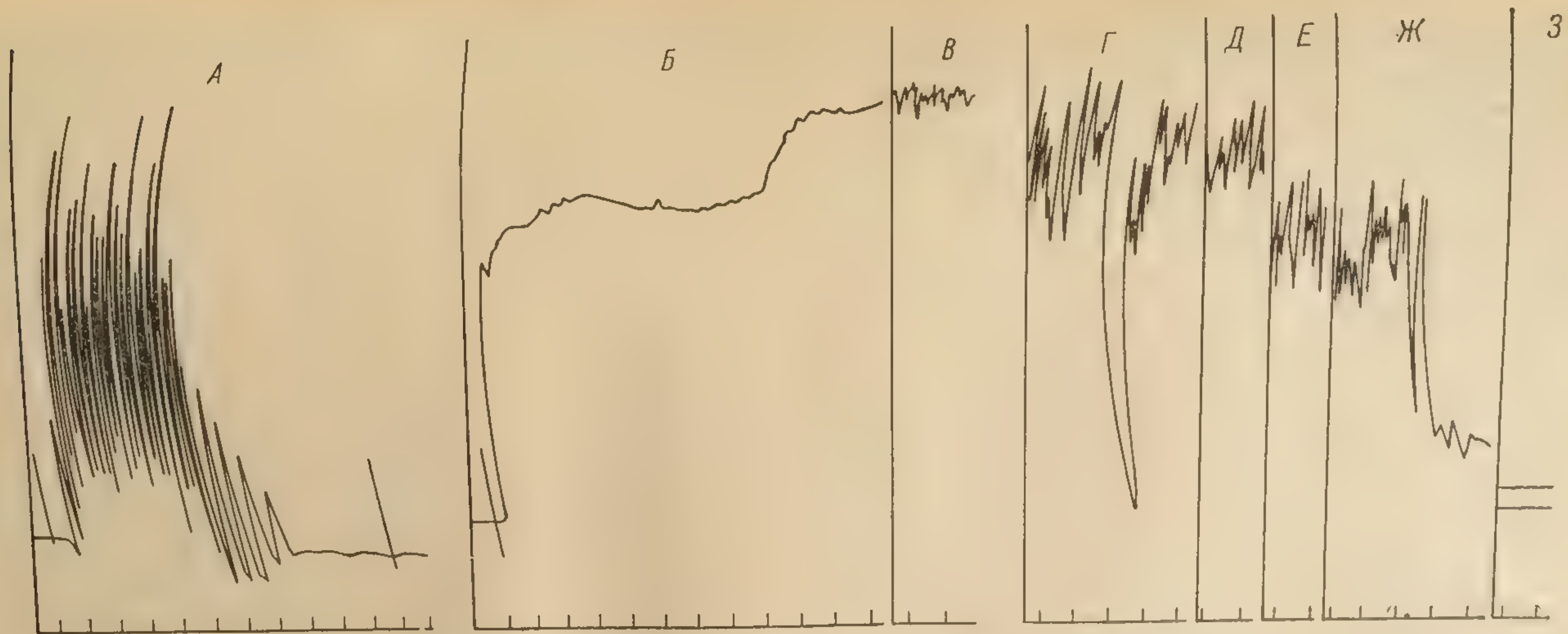


Рис. 44. Сравнение динамики чесательного и сгибательного рефлексов.

Сверху вниз: монограмма; время, в сек. Динамика чесательного рефлекса (А) и сгибательного рефлекса (Б — 3) в условиях униполярной фарадизации одинаковой интенсивности. Диффузный электрод (анод) помещался во всех случаях на передней конечности. Первичная цепь и частота прерывания ее всегда одна и та же, и вторичная обмотка индуктора оставалась во всех случаях на одном и том же расстоянии от первичной. Для получения чесательного рефлекса игла, с помощью которой наносилось раздражение, помещалась на коже поясницы, для флексорного рефлекса — на плантарной поверхности самого наружного пальца. На А после 28 раздражений чесательный рефлекс угас, после того как он длился около 7 сек. Дальнейшее раздражение было прекращено, как бесполезное, спустя 4 сек. Сгибательный рефлекс Б, с другой стороны, максимально интенсивен еще и после 13 сек. непрерывного раздражения, и его амплитуда полностью удерживается и в конце 20-й секунды (В), хотя рефлекторное движение становится довольно вибрирующим. На 44-й секунде (Г), когда вибрация еще усилилась, обнаруживается внезапное кратковременное полное расслабление, длящееся более 1 сек. Это сопровождается сокращением экстензора колена (последовательная синаптическая индукция, лекция 6). После этого рефлекс хорошо удерживается на своем уровне (хотя колебательные движения еще имеют место) до 54-й секунды (Д); с этого уровня начинается постепенное понижение его до тех пор, пока амплитуда реакции не достигла одной трети исходной, когда раздражение было прекращено на 95-й секунде (Е). Далее (Ж) быстро наступает расслабление и тремор уменьшается, однако первоначального уровня кривая достигает лишь спустя еще 15 сек. (3). На 10-й секунде (Б) сгибательный рефлекс увеличивается, вследствие распространения рефлекторной реакции на сгибатели бедра. Прерывистые удары тока, использованные для раздражения, давались с частотой 33 в секунду.

часть сгибающей мышцы колена, до включения мускулатуры всех четырех конечностей, шеи, головы и хвоста.

Тот факт, что реакция может распространяться таким образом, не является неожиданностью. Аfferентный нейрон, вступающий в центральный орган — спинной мозг, входит в огромную сеть проводящих путей, соединяющихся друг с другом по всем направлениям. Взгляд на любой препарат спинного мозга (Вейгерт) обнаруживает сплетение нервных волокон, обилие и сложность хода которых практически представляются бесконечными. В этих «зарослях» воспринимающий нейрон проводит импульс и может быть прослежен сам со всеми своими разветвлениями, которые проходят в различных направлениях и на различные расстояния.

И эта сеть проводящих каналов, в которую направляются центрипетальные импульсы рефлекторных реакций, известна как *continuum* в том смысле, что никакая часть нервной системы не является изолированной от остальных ее частей. «Группа нервных клеток, не связанных с остальной нервной тканью тела, как не связаны друг с другом мышцы или железы, не могла бы иметь физиологического значения. Чтобы понять физиологию нервной системы, необходимо учитывать тот факт, что гистологически она представляет собой одно непрерывное целое на всем своем протяжении» [209].

Общезвестным является также положение, что при воздействии стрихнина центрипетальные импульсы, поступившие через определенный аfferентный нерв, возбуждают рефлекторный разряд в аfferентных каналах по всей нервной системе. Это обстоятельство, если оно и не соответствует положению вещей полностью, достаточно близко к действительности, для того чтобы показать огромное количество связей между любым аfferентным нейроном и множеством дуг всей нервной системы. Поэтому неудивительно, что рефлекторная реакция должна распространяться. С другой стороны, некоторые особенности этого распространения остаются необъясненными. Каким образом это распространение в период, когда интенсивность рефлекса увеличивается, не захватывает всю нервную систему, как это происходит при стрихнинном отравлении? Почему во время сгибающей рефлекторной реакции, например у кошки, возбуждение не захватывает мышц мочки уха? Нетрудно с некоторых областей тела получить кратковременное рефлекторное сокращение этих мышц. Однако в моей практике раздражение лапы, вызывающее флексорный рефлекс и все возможные виды иррадиации его, не приводило к какому-либо сокращению или движению мочки. Иными словами, все виды иррадиации рефлекса осуществляются исключительно в пределах определенных путей.

Очевидно, иррадиация с каждого входящего пути имеет тенденцию осуществляться в определенных направлениях, но далеко

не во всех. Этот факт нередко постулировался в виде утверждения, что серое вещество предоставляет входящим путям различные возможности проведения. Это поясняется примером аналогичных взаимоотношений электрических цепей. До того времени, когда методы Гольджи и окраски метиленовой синью усложнили представление о запутанных зарослях нервных волокон в сером веществе, считавшемся сетью, не прерывающейся во всех направлениях, основанием этой точки зрения служили препараты, изготовленные Герлахом, и факт широкой иррадиации при действии стрихнина. Различия в сопротивлении объяснялись главным образом различиями в длине сети, которую разным рефлексам приходилось преодолевать. Чем длиннее путь в сером веществе, тем большим должно было оказаться сопротивление. Наблюдения, отмечавшие медленное прохождение импульсов в сером веществе, трактовались как доказательство существования сопротивления серого вещества.

Предполагалось, что в некоторых реакциях импульсы должны были проходить по серому веществу очень длинный путь. Так, например, предполагалось, что болевые импульсы восходят по серому веществу спинного мозга до головного мозга. Путь, связанный с ощущением боли, вступает в серое вещество очень скоро после вступления в спинной мозг. Там, вероятно, пройдя небольшое расстояние, вступает в боковые белые столбы, преимущественно на стороне, противоположной стороне его вступления в спинной мозг. Этот короткий путь вступления и выхода из серого вещества спинного мозга, по-видимому, типичен для всех путей в сером веществе. Все они, вероятно, крайне коротки [205]. Если все синапсы расположены в сером веществе, каждый путь, там где ему приходится переходить от одного звена нервной цепи к другому, должен вступить в серое вещество, для того чтобы этот переход состоялся. Возможно, что в дальнейшем он очень скоро снова покинет серое вещество.

НЕЙРОННЫЙ ПОРОГ

Несмотря на все сказанное, весьма часто можно услышать мнение, что неодинаковая иррадиация в разных направлениях объясняется разным сопротивлением, которое оказывают возбуждению те или иные нервные волокна в сером веществе. Различное сопротивление с большей долей вероятности может быть отнесено за счет проведения в синапсах. В каждом синапсе имеется свой нейронный порог [187]. В каждом синапсе небольшое количество энергии, высвобождающееся в процессе передачи, проявляется в виде силы, позволяющей свежим порциям энергии распространяться не вдоль гомогенной среды проводящего материала, как это происходит в нерве, но преодолевать барьер, который, будь он значительным или незначительным, тем не менее всегда

оказывается препятствием. Имеется много доводов в пользу того, что различные синапсы отличаются друг от друга. То, что нейроны должны отличаться один от другого величинами порогов раздражения, представляется вполне естественным. Соображения, приведенные Гольшейдером, подтверждают сказанное. Многочисленные явления, рассмотренные в первых трех лекциях, весьма легко объясняются приведенными особенностями. Различия между отдельными синапсами в отношении легкости, с какой наступают изменения их свойств при действии стрихнина или тетанотоксина, являются дальнейшим подтверждением сказанного выше.

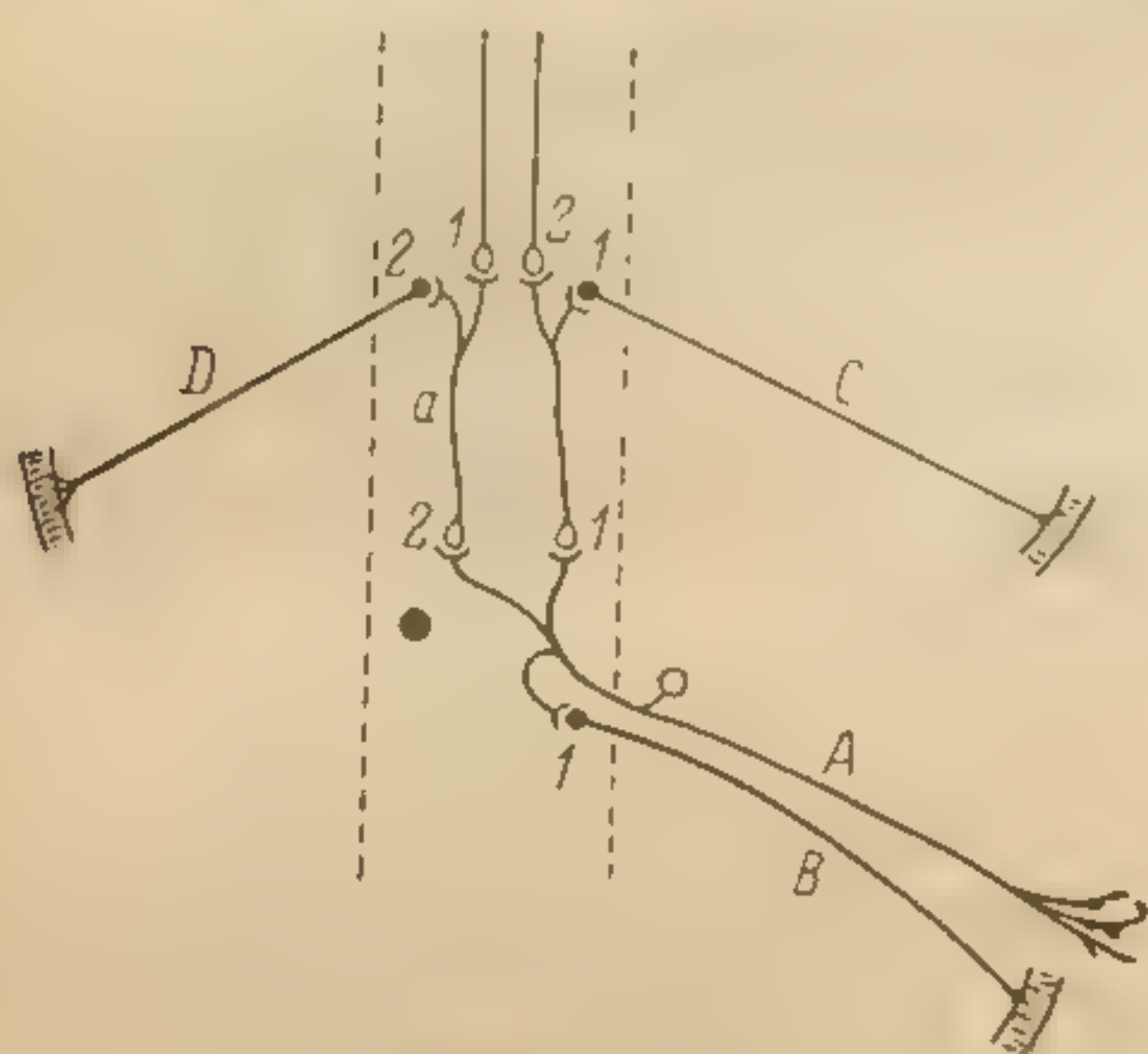


Рис. 45.

Объяснения в тексте.

Иррадиация рефлекторной реакции осуществляется в определенных проводящих дугах с большей легкостью, чем в других, что схематически изображено на рис. 45. Воспринимающий нейрон A вступает в спинной мозг и образует синаптические связи с тремя нейронами; нейронный порог в области синапса с одним из нейронов выше, чем порог в синапсе с другим нейроном. Величины порогов (сопротивления) представлены целыми числами всеми компонентами (2 или 1). Каждый из внутри-

спинальных нейронов в свою очередь образует два синаптических соединения с двумя нейронами, и в этих случаях пороги в области синапсов также различны по величине. Учитывая, что воздействие одного нейрона на последующий состоит в высвобождении энергии потенциальной системы для преодоления последующего барьера, сопротивление которого нам точно неизвестно, невозможно предсказать, каково будет общее сопротивление всей цепи проводящих образований. Очевидно, что хотя общее сопротивление рефлекторной дуги AB численно может быть обозначено как 1, сопротивление участка AD не должно равняться 4 при числовых значениях для синапсов, указанных на схеме (рис. 45). С другой стороны, очевидно и то, что порог всей суммации дуги не может быть ниже, чем максимальный индивидуальный порог в ней. Далее, индивидуальные пороги имеют тенденцию суммироваться, так как возбуждение нейрона A, достаточное для того, чтобы вызвать возбуждение нейрона a, едва ли достаточно, чтобы возбуждение a преодолело порог синапса aD. Таким образом, в результате даже очень незначительных изменений порога отдельных синапсов могут иметь место существенные изменения проводимости в различных рефлекторных дугах.

Равным образом дополнительное взаимное влияние порогов приводит к тому, что рефлекторная цепь, состоящая из нескольких нейронов, обладает *caeteris paribus* сопротивлением более высоким, чем цепь, состоящая из меньшего количества нейронов. Поэтому приведенная схема находится в соответствии с тем правилом, что рефлекторные цепи, которые проводят к областям отдаленных сегментов, для своей активности, как правило, требуют более интенсивного раздражения, чем локальные дуги.

КОРОТКИЕ И ДЛИННЫЕ РЕФЛЕКСЫ

В целях более удобного описания целесообразно подразделять рефлексы на короткие и длинные [205].

По своему отношению к воспринимающей поверхности и к скелетным мышцам спинной мозг можно рассматривать как разделенный на правую и левую половины, каждая из которых в свою очередь подразделяется на области: шейную (цервикальную, включая и область мочки уха), передней конечности (брахиальную), туловища (торакальную), задней конечности (круральную) и хвоста (каудальную).

Рефлекторное действие, при котором раздражение, нанесенное на воспринимающую поверхность одной из перечисленных выше областей, вызывает реакцию мускулатуры другой области, можно назвать длинным спинальным рефлексом. Рефлекторное действие, при котором реагирующая мускулатура находится в пределах той же области, в какой находится и поле, воспринимающее раздражение, можно именовать коротким спинальным рефлексом. Короткие спинальные рефлексы обычно получаются легче и с большим постоянством, чем длинные.

Было бы желательно, далее, установить границы перечисленных понятий, хотя такие границы были бы, возможно, несколько искусственны и спорны. Объем и цель этих границ были бы более понятны, если сравнить, например, сетчатку птицы с латеральной поверхностью кожи той же стороны. Тогда зрительный нерв соответствовал бы латеральной половине спинного мозга и продолговатому мозгу. Между этими сравниваемыми поверхностями существует различие, заключающееся в том, что воспринимающее поле кожи в отличие от ретинального имеет вместо одной (или двух, ср. Калишер [310]) фокальной области максимальной восприимчивости, несколько таких очагов, например относительно восприимчивую кожу на окончаниях каждой конечности.

Как ретина, так и кожа имеют в своем распоряжении мышцы. Степень связи между какой-либо точкой ретины и глазной мускулатурой различна, т. е. это выражается в наличии более тесной связи с мышцами своего глаза и менее тесной — с мускулатурой

контралатерального глаза, наконец, еще менее тесной с мышцами шеи и т. д. Точно так же существуют различия в степени связи между точкой кожи и соответствующей мускулатурой: связь эта более тесная с мышцами собственной конечности и менее выражена с мышцами остальных конечностей или других областей тела.

Главный интерес в отношении направления иррадиации нервного процесса, независимо от ясности, которую разрешение этого вопроса могло бы внести в понимание интегративной функции нервной системы, состоит в выяснении механизмов работы чувствующих поверхностей. То обстоятельство, что с точки зрения морфологии, кожу можно рассматривать как состоящую из последовательных сегментов, может иметь большее значение для оценки ее рецептивных функций, чем это принято считать, по крайней мере в отношении высших позвоночных. То, что сегментальная иннервация отчетливо ограничивает проявляющиеся рефлекторные спинальные функции у млекопитающих, показано до сих пор не было [136].

ПРАВИЛА, УСТАНОВЛЕННЫЕ ВО ВРЕМЯ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА РАСПРОСТРАНЕНИЕМ ИМПУЛЬСОВ В СПИНАЛЬНЫХ РЕФЛЕКСАХ

Исследуя короткие спинальные рефлексы и направления внутриспинальной иррадиации, которую они обеспечивают, можно сделать следующие общие заключения [136].

1. Вообще говоря, степень рефлекторной спинальной связи между афферентными и эфферентными спинальными корешками изменяется в прямой зависимости от их сегментарной близости. Так, возбуждение центрального конца перерезанного грудного корешка, например седьмого, с особенной легкостью вызывает сокращение мышц или части мышц, иннервируемых соответствующими двигательными корешками, и с меньшей легкостью сокращение мышц, иннервируемых соседними корешками. Распространение коротких спинальных рефлексов во многих случаях происходит с большей скоростью в направлении к хвосту, чем по направлению к голове. Это может быть отнесено за счет косвенной связи, которая весьма нередко существует между распределением окончаний афферентного нерва в коже и распределением эфферентного нерва в нижележащей мышце.

2. В качестве общей закономерности для каждого афферентного корешка в непосредственной близости к месту его вступления в спинной мозг (т. е. в пределах его собственного сегмента) существует рефлекторный двигательный путь с таким же низким порогом и с такой же высокой реактивностью, как и в любом другом месте. Далее, в ответ на возбуждение даже относительно небольшой интенсивности отдельный афферентный корешок или

отдельные волокна
разряд корешка
ном корешке
ражено в области
представляет со
ных волокон
проводящих им
корешок предста
ных волокон, ко
объединений нер
из морфологии
по-видимому, зн
стей.

3. Двигательный
ищае в одной и
и того же спина
одинаковую чувс
локальным аффе
сорным эффектам
явления и толь
то флексоры го
колена у многих
гомонимного и с

Из того, что ве
иннервируются
эфферентного ко
вызванное возбу
случаях соверше
возбуждении соо
на правило сегм
ление «прессорн
ция). Только в
ная формулиров
тивноположных по
и флексоров.

Я сформулиро
что оно не прот
нальных рефлек
Последний подч
получения разги
гомонимного спи

Однако наско
тельности рефле
ностью конечност
разгибающими м
если действов
алкалоид, как у

11 ч шерб

отдельное волокно афферентного корешка вызывает спинальный разряд центрифугальных импульсов в более чем одном афферентном корешке, т. е. разряд многосегментарен. Это особенно выражено в областях конечностей. Потому в них нервный корешок представляет собой скорее морфологическую совокупность нервных волокон, чем функционально определенный набор путей, проводящих импульсы. Взгляд, что афферентный спинальный корешок представляет собой функциональное объединение нервных волокон, конечно, ошибочен. Образование функциональных объединений нервных путей (периферические нервные стволы) из морфологических объединений (нервные корешки) имеет, по-видимому, значение только для нервных силетений конечностей.

3. Двигательные механизмы скелетных мышц, локализуемые в одной и той же области спинного мозга и в области одного и того же спинального сегмента, обнаруживают очевидную неодинаковую чувствительность к импульсации, поступающей по локальным афферентным каналам, если судить об этом по прессорным эффектам. Например, если рассмотреть прессорные проявления и только начальную фазу рефлекторных движений, то флексоры гомонимного и экстензоры контралатерального колена у многих животных более чувствительны, чем экстензоры гомонимного и флексор контралатерального колена.

Из того, что во многих суставах как флексоры, так и экстензоры иннервируются двигательными волокнами из одного и того же афферентного корешка, следует, что рефлекторное движение, вызванное возбуждением афферентного корешка, во многих случаях совершенно не похоже на то, какое получается при возбуждении соответствующего афферентного корешка, несмотря на правило сегментарной близости. Необходимо ввести определение «прессорный» к понятию «эффект» (реципрокная иннервация). Только в отношении прессорного эффекта вышеприведенная формулировка оказывается действительной для таких противоположных по характеру нейронов, как нейроны экстензоров и флексоров.

Я сформулировал свое правило именно в таком виде, потому что оно не противоречит часто приводимому правилу для спинальных рефлексов, дошедшему до нас из лаборатории Людвиг. Последний подчеркивал редкость или полную невозможность получения разгибания задней конечности в качестве первичного гомонимного спинального рефлекса.

Однако насколько легко и просто обнаруживается в действительности рефлекторная связь между воспринимающей поверхностью конечности и ее разгибательной мускулатурой, например разгибающими мышцами колена, можно видеть лучше всего, если подействовать небольшим количеством стрихнина. Этот алкалоид, как уже говорилось, обладает способностью превра-

щать спинальное рефлекторное торможение в возбуждение. Т раздражитель, который в нормальных условиях рефлекторно вызывает сокращение сгибателей колена, после действия стрихнина возбуждает разгибатели колена. Рефлекторное торможение разгибателей после стрихнина наблюдать труднее, но при переходе торможения в возбуждение рефлекторная связь с экстензорами оказывается ничуть не менее выраженной, чем с флексорами. Как правило, если торможение и возбуждение понимаются как реальные доказательства рефлекторной связи (как это и есть в действительности), то рефлекторная связь с одноименными разгибателями колена и перекрестными сгибателями колена так же основательна, как с одноименными сгибателями колена и его перекрестными разгибателями.

Таким образом, отвечая на вопрос, поставленный выше, — каким образом можно объяснить, что распространение рефлекторной реакции в то время, когда интенсивность рефлекса растет, не охватывает все звенья реакции, как при стрихнинном отравлении, — следует учесть два обстоятельства. Возбуждение не распространяется на отдельные части всей системы двигательных реакций потому, что, как показано выше, проявляется дополнительное синаптическое сопротивление по ходу потенциально проводящего пути. Пример этого был приведен.

Однако отсутствие явной иррадиации в определенных направлениях объясняется другим обстоятельством. Продолжая рассуждать о флексорном рефлексе, полученном при униполярном раздражении фарадическим током кожи плантарной поверхности пальца, как иллюстрацию сказанного, можно рассмотреть и случай с разгибателем колена. Хотя рефлекторная при прогрессивном усилении раздражения реакция все более увеличивается, сокращения разгибателя колена не наступает; однако причина этого совершенно иная, чем та, что предлагалась для объяснения отсутствия распространения рефлекторной реакции с конечности на ушную раковину. Мышцы последней, по моим наблюдениям, лишь с трудом вовлекаются в реакцию. Экстензор же колена оказывается вовлеченным в реакцию с самого начала, только вовлечена эта мышца такими путями, которые ускользают от наблюдателя до того момента, пока специальные средства не будут использованы, для того чтобы их вскрыть.

Рефлекторная реакция в этом случае принимает форму торможения афферентного пути, центрального по отношению к двигательному нейрону: тормозного блока, который в соответствии с увеличением интенсивности возбуждения сам тоже усиливается. Нет данных о том, что этот блок может быть снят и наступит превращение его в возбуждение посредством простого увеличения интенсивности раздражения, вызвавшего этот блок. С другой стороны, как показано выше, стрихнин и тетанотоксин превращают его в возбуждение, и это является одной из причин, почему

стрихнин так в этом случае вызвано этим рефлекторная реакция в виде.

4. Группы одновременно синергические зрения, против тался основательности, противоречит полноты, представляет синергию [96, иррадиации р гармонический

5. В качестве правила про рефлекторное какой-либо сное единообразного исходя то же движение больших суставовности ни панирования повлияет что сгибание в том суставе клетками, сегментных волокон ние. Это прав рецептивное п

Вопрос пр ряда спинальн Фундаменталь Его соображен ниях над лян поврежденный дены в четырь

Свои четыре пошению к д спинальным р нутых выше с области. Эти з

Они состояли 1. Закон лексов. Если

стрихнин так сильно усиливает генерализацию рефлекса. Однако в этом случае увеличение генерализации, которое, по-видимому, вызвано этим ядом, в действительности лишь кажущееся. Рефлекторная реакция уже существовала, но проявлялась в другом виде.

4. Группы двигательных первичных клеток, разряжающихся одновременно в спинальной рефлекторной реакции, иннервируют синергические, а не антагонистические мышцы. Это — точка зрения, противоположная взгляду Дюшенна [49], который считался основателем доктрины мышечной координации. Она противоречит положению, вытекающему из мнения, что движение конечности, вызванное возбуждением афферентного корешка, представляет собой высоко координированную функциональную синергию [96, 97]. Спинальный рефлекс в его интраспинальной иррадиации развивает комбинированное движение и синтезирует гармонический комплекс мышечных сокращений.

5. В качестве логического вывода из этого, а также из правила пространственной близости следует, что спинальное рефлекторное движение, которое можно получить в пределах какой-либо спинальной области, будет обнаруживать значительное единообразие, несмотря на вариабельность пункта, из которого исходит возбуждающая стимуляция. Примерно одно и то же движение, например сгибание задней конечности в трех больших суставах, будет иметь место, в какой бы точке конечности ни наносилось раздражение. Место начального раздражения повлияет на общий характер движения в такой степени, что сгибание будет иметь тенденцию к большей выраженности в том суставе, сгибатели которого иннервируются моторными клетками, сегментарно близкими к месту вступления афферентных волокон из участка кожи, из которого поступило раздражение. Это правило можно выразить иначе следующим образом — рецептивное поле «типового» рефлекса обычно плюрисегментарно.

Вопрос пространственного распределения двигательного разряда спинальной рефлекторной реакции изучался уже давно. Фундаментальный вклад в эту область сделан Пфлюгером [24]. Его соображения были основаны главным образом на наблюдениях над лягушками и на регистрации клинических случаев повреждений спинного мозга у человека. Результаты были сведены в четыре закона.

Свои четыре закона Пфлюгер сформулировал в 1853 г. по отношению к длинным спинальным рефлексам, а именно к тем спинальным рефлексам, которые, начавшись в одной из упомянутых выше спинальных областей, распространяются на другие области. Эти законы в течение многих лет были широко признаны. Они состояли в следующем.

1. Закон одноименного проведения для односторонних рефлексов. Если раздражение, нанесенное на чувствительный нерв,

вызывает мышечные движения только на одной стороне тела, такое движение совершается при всех условиях и без исключения на той же стороне тела, где было нанесено раздражение.

Если, что очевидно из контекста оригинальной работы, под движением на той же стороне понимается сокращение мышц той же стороны, то эта формулировка в действительности не совсем точно выражает фактическое положение вещей [183]. Это оказывается частичным результатом правила пространственной близости, но некоторые случаи, которые подтверждают последнее, все же оказываются явным исключением из первого закона. Так, например, если раздражается кожа хвоста на одной стороне, последний весьма нередко движется в сторону, противоположную раздражению. То же наблюдается у животных многих классов, начиная от рыб и кончая млекопитающими.

2. Закон билатеральной симметрии рефлекторной реакции. Если изменение, вызванное в центральном органе возбуждением чувствительного нерва, уже вызвало унилатеральную рефлекторную реакцию и если эта реакция распространяется дальше, она возбуждает в контралатеральной половине мозга только те двигательные механизмы, которые локализируются симметрично механизмам, уже возбужденным на одноименной стороне спинного мозга. Это положение, хотя и справедливое для целого ряда случаев, в значительной, если не в подавляющей, части не соответствует истине.

Хорошо известный перекрестный рефлекс с задней конечности птиц и позвоночных не подтверждает этого положения, как не подтверждает его и рефлекс с передней конечности. Асимметрия перекрестных рефлексов конечностей существенна, ибо она, возможно, связана с основными механизмами мышечной координации. Далее, рефлекс виляния хвостом, а также рефлекс, который я назвал поворотным шейным рефлексом (шейная область), представляют собой исключения из закона. Можно привести много исключений, помимо приведенных. С другой стороны, у спинального кролика и значительно реже у собаки перекрестный рефлекс с одной конечности на другую нередко не является асимметричным движением; оно, напротив, симметрично. По-видимому, это обстоятельство имеет определенное отношение к прыгающему характеру передвижения животного.

3. Закон неравной интенсивности билатеральных рефлексов. Когда возбуждение чувствительного нерва приводит к рефлекторному движению с вовлечением обеих половин тела и объем этого движения неодинаков на обеих сторонах, сторона, на которой сокращение мышц сильнее, всегда одноименна стороне приложения раздражения.

Это положение соответствует действительности в значительном числе случаев. Исключения следующие: если билатеральное сокращение мышц живота вызвано с кожи грудной клетки, конт-

ралатеральное сокращение выражено значительно меньше; в билатеральном вытягивании усов (кролик, кошка, собака) при раздражении кожи лица движение на противоположной стороне выражено меньше.

Интересной иллюстрацией сказанному [183, 205] (поскольку демонстрируется не только прессорное, но и тормозное влияния) может служить спинальная собака или кошка в следующем опыте.

Если у животного, удобно лежащего на спине, сдавить одну из задних конечностей, эта конечность сгибается в бедренном, коленном и голеностопном суставах в соответствии с правилами, приведенными на стр. 160, и, если раздражитель сильный или если рефлексорная возбудимость достаточна, соседняя задняя конечность выпрямляется. Если вместо одной сжать обе задних лапы, одновременно сгибаются обе задние конечности, а разгибательного движения не отмечается (рис. 65, лекция 6). Преобладает гомонимный рефлекс, а перекрестный тормозится.

Однако из этого закона имеется целый ряд исключений (например, отведение хвоста в сторону, противоположную раздражению, о котором уже говорилось).

4. Четвертым из пфлюгеровских классических законов спинальной рефлексорной деятельности устанавливается, что в пределах ассоциированных спинальных рефлексорных центров иррадиация происходит с большой легкостью в направлении к голове, чем в направлении от головы.

Мои собственные данные, полученные на млекопитающих, подтверждают это положение далеко не во всех случаях. Пожалуй, в большей части их иррадиация осуществлялась по спинному мозгу с большей легкостью вниз, а не вверх [183, 205, 251]. Нетрудно получить рефлексорные движения конечностей и хвоста раздражая кожу ушной раковины, в то время как обратное явление весьма редко. Вызвать движение передней конечности, раздражая заднюю конечность, труднее, чем, раздражая переднюю конечность, вызвать движение задней. Получить движение хвоста, раздражая переднюю конечность, легче, чем вызвать движение передней конечности, раздражая хвост.

В моих опытах иррадиация осуществляется с большей легкостью по спинному мозгу от задней конечности к задней же конечности, чем от задней конечности к передней, однако нередко легче вниз по мозгу от передней конечности к задней, чем от передней к передней же. То же происходит в таких рефlekсах, как рефлекс встряхивания (когда животное отряхивается как будто вышло из воды), при этом туловище оказывается вовлечено в рефлекс в большей степени, чем конечности, возбуждение распространяется от головы, так как рефлекс легко вызывается потиранием кожи плеча. В чесательном рефлексе кожное раздражение также наносится значительно более крапально от той области, где наступает сокращение мышц, осуществляющих движение.

Упомянутые так называемые законы иррадиации рефлекторной реакции были признаны настолько широко, что превратились в некую доктрину, чего они вряд ли заслуживают. В данном случае, по-видимому, менее целесообразно пытаться приспособить эти законы к наблюдаемым фактам, нежели просто описать наиболее характерные особенности длинных спинальных рефлексов, какими они представляются в обычном эксперименте на спинальном животном.

РЕФЛЕКТОРНОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Если животное поддерживается сверху, так что позвоночник его находится в горизонтальном положении, а конечности свисают вниз, наблюдателю прежде всего бросается в глаза то обстоятельство, что имеется десяток участков, с которых с особенной легкостью могут быть получены бульбо-спинальные рефлексы, приводящие в действие скелетную мускулатуру. Эти

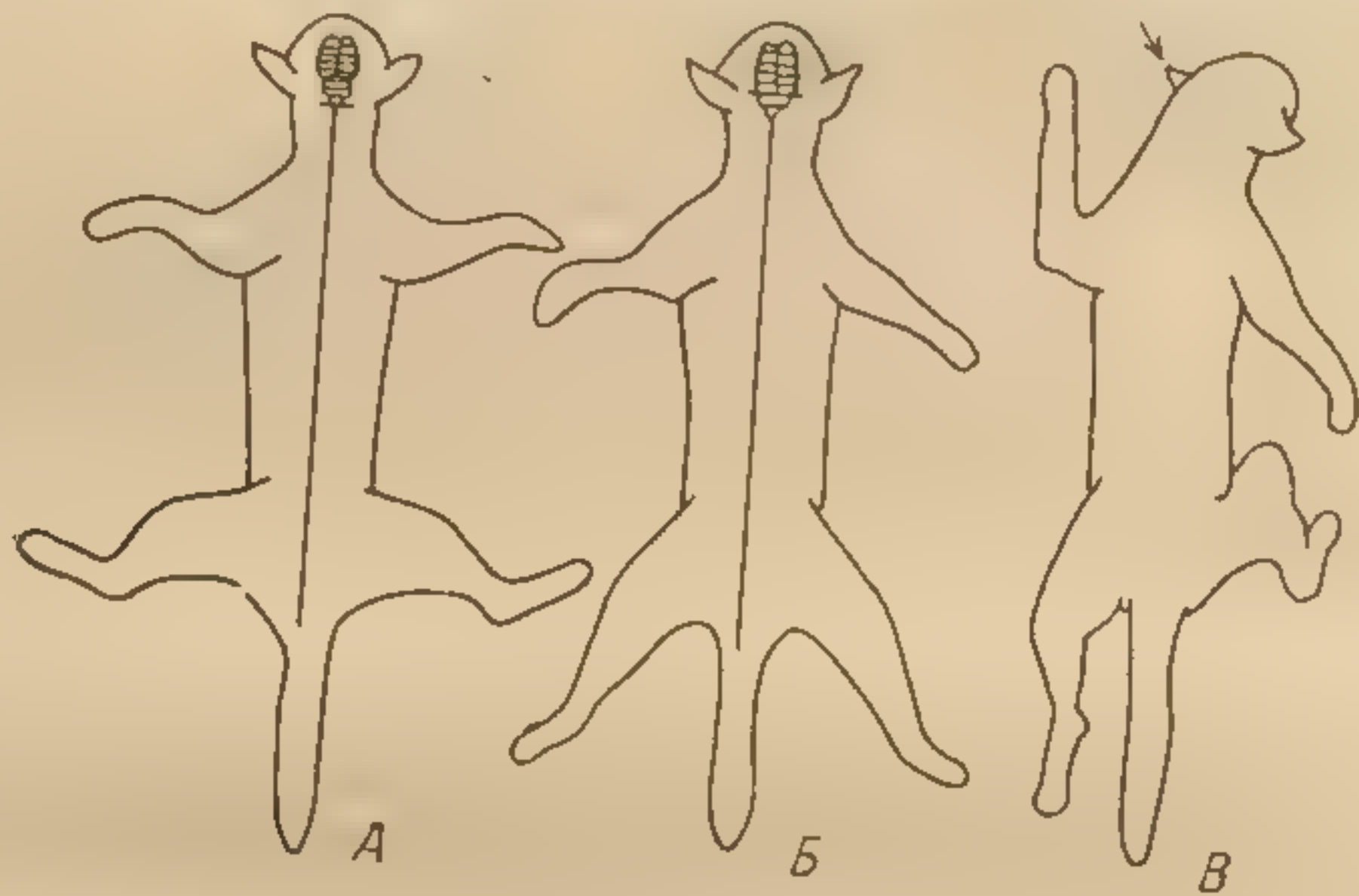


Рис. 46.

А — положение животного после перерезки на уровне пистчего пера; Б — положение во время децеребрационной ригидности. Изменение положения из исходного (Б), вызванное раздражением левой ушной раковины.

участки — подошвы, ладони, ушные раковины, рот, морда, хвост и анальная область. Существенно, что девять из этих участков отличаются высокой степенью подвижности, если ось тела животного рассматривать как неподвижную. Раздражение любого из этих участков вызывает особую позу — рефлекторное положение.

С ушной раковины вызывается движение каждой конечности, шеи, хвоста и туловища (рис. 46). Иррадиация возбуждения из этих рефлексогенных зон осуществляется в следующем порядке: 1) шея и одноименная передняя конечность, 2) одноименная

задняя конечность, 3) хвост и туловище на обеих сторонах, 4) контралатеральная задняя конечность, 5) контралатеральная передняя конечность.

С передней лапы (рис. 47), помимо движений в ней самой, могут быть вызваны движения других конечностей и хвоста. Легкость иррадиации уменьшается обычно в следующей последовательности: 1) одноименная задняя конечность и хвост, 2) контралатеральная задняя конечность, 3) контралатеральная передняя конечность.

Относительная легкость распространения реакции в направлении перекрестной передней конечности широко варьирует.

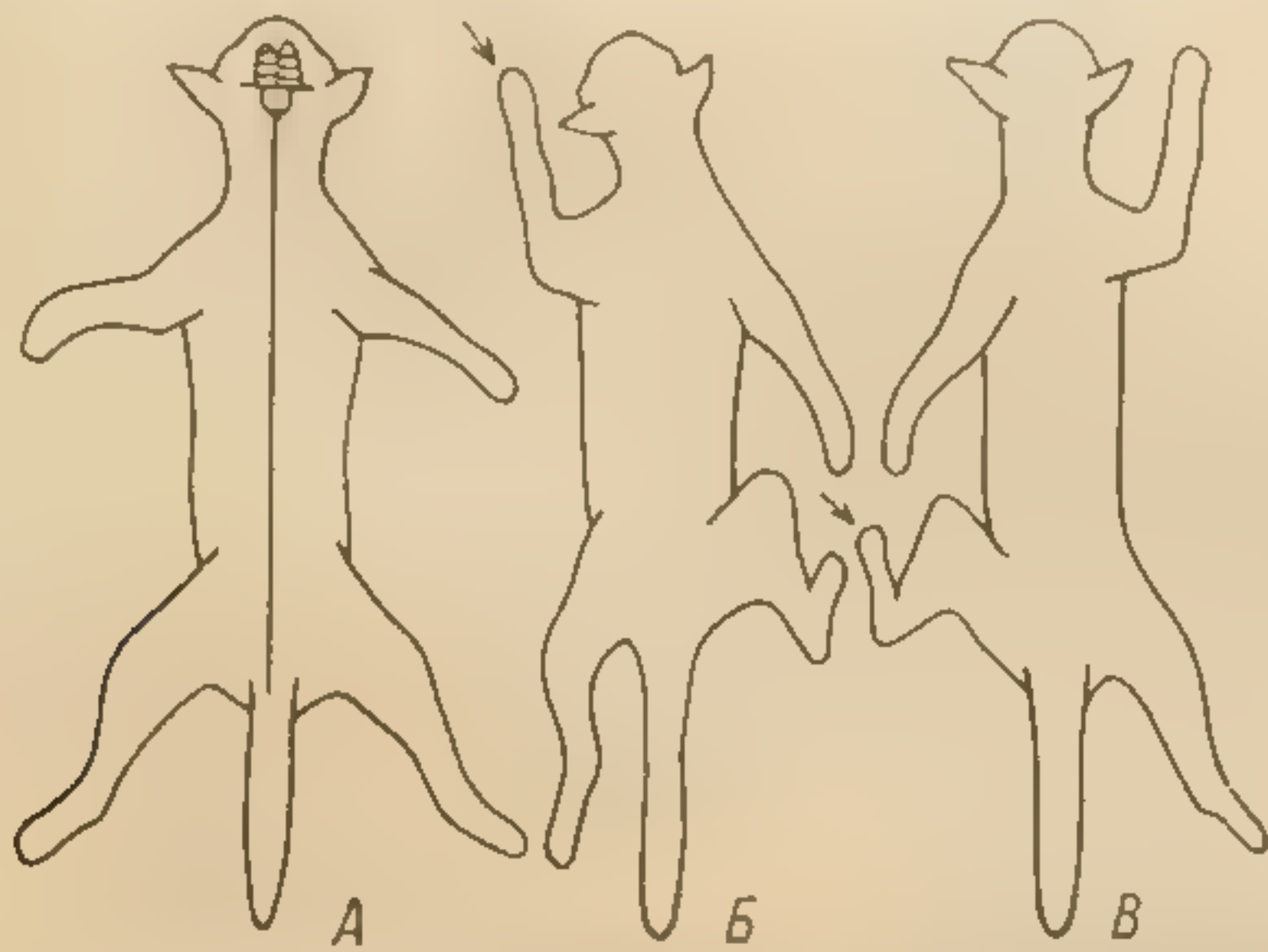


Рис. 47.

А — положение во время децеребрационной ригидности; Б — изменение положения из исходного (А), вызванное раздражением левой передней лапы, В — изменение положения из исходного (А), вызванное раздражением левой задней лапы.

У лягушки путь между обеими передними лапами, в особенности в период спаривания, широко открыт и свободен. У кошки и у обезьяны этот путь, по-видимому, более свободен у бульбо-спинального, чем у спинального животного. С задней ноги (рис. 47) частота и легкость иррадиации в направлении к другим спинальным областям обычно располагаются в следующей последовательности: 1) разгибание перекрестной задней конечности и хвоста, 2) разгибание одноименной передней конечности, 3) сгибание перекрестной передней конечности. Легкость распространения реакции с одной половины спинного мозга на другую половину весьма различна на разных уровнях. Она очень велика в некоторых зонах хвостового отдела мозга. Моторные механизмы, принимающие участие в реакции, по большей части, как и флексорно-экстензорные механизмы бедра и колена, асимметричны. В области задней конечности перекрестная иррадиация осуществляется также легко и зачастую связ-

вает асимметричные группы мышц. Однако одним из наиболее легко вызываемых и постоянных из всех билатеральных рефлексов, вызывающихся унилатеральным раздражением, является приведение обоих бедер в билатеральное симметричное положение.

В области туловища, распространение реакции через срединную плоскость более свободно осуществляется в сфере кожных рефлексов, вызванных с участков, расположенных по соседству со срединной линией. Это можно наблюдать на животе лягушки: билатерально вовлекаются симметричные мышцы. Вызвать движение одной из передних конечностей с другой передней конечности труднее, чем вызвать движение задней конечности с задней же, во всяком случае у многих животных. В области шеи иррадиация через срединную сагиттальную плоскость осуществляется достаточно легко. При этом объединенными оказываются по большей части асимметричные мышцы.

Таким образом длинные спинальные рефлексy более вариабельны, чем короткие. В разных сериях экспериментов изменяется не только относительная легкость иррадиации реакции в одном каком-нибудь направлении, но и качество движения в суставе, в котором оно осуществляется. Нередко область, в которую обычно иррадирует рефлекс, полностью блокирована в продолжение всего эксперимента, хотя эта область спинного мозга, насколько можно судить, не повреждена. Так, например, возбуждение кожи шеи или ушной раковины в некоторых случаях иррадирует вдоль спинного мозга и вызывает движение хвоста или задних конечностей, проходя при этом через область передних конечностей, не вызвав ни малейшего намека на движение ни одной из этих последних. Моторные механизмы передних конечностей, через которые возбуждение как бы перескочило, исследованные с помощью локальных рефлекторных реакций, не обнаруживают никаких признаков повреждения.

Непостоянство иррадиации, выявляющееся в виде того или иного вида движения, например сгибания или разгибания конечностей, в различных рефлексах различно. Иррадиация с рефлекса отдергивания задней лапы (т. е. флексорного рефлекса) весьма постоянна. Иррадиация показана на рис. 47. К этому можно еще добавить поворот головы в одноименную сторону. Иррадиация при рефлексе с передней лапы менее постоянна: в одних случаях это сгибание колена противоположной стороны, в других — разгибание. Движение изменяется от опыта к опыту, но не в течение одного и того же опыта.

Существуют некоторые указания на то, что влияние, которое оказывает на общий путь одна и та же афферентная дуга, не во всех случаях одно и то же. Действительно, правильность, с которой появляются снова и снова одни и те же конечные результаты, в наблюдениях над некоторыми рефлексами выражена весьма отчетливо, что заставляет наблюдателя рассматривать

реакцию рефлекторной дуги как совершенно постоянную. Однако это справедливо не в одинаковой степени для различных рефлексов. Случаи непостоянства реакции встречаются в некоторых рефлекторных дугах и говорят о возможности положения, когда одна и та же афферентная дуга может оказывать на общий конечный путь противоположные по характеру влияния.

Результатом раздражения ушной раковины бульбо-спинальной кошки в одних случаях оказывается сгибание задней ноги, в других — разгибание ее. Раздражение афферентного перва участка *m. vasto-crureus* часто приводит к торможению остальных участков этой мышцы, но иногда и не вызывает торможения. В моих исследованиях эти результаты, хотя и изменчивые от опыта к опыту, в продолжение одного и того же опыта были постоянны.

Далее, афферентный нерв, раздражение которого вызывает рефлекторное повышение артериального давления у курарезированного животного, может, как известно, приводить и к рефлекторному падению давления в условиях хлоралового наркоза. Следует добавить, что наши объяснения, приводимые здесь, возможно, и соответствуют действительности, если не принимать во внимание предположения, что природа влияния, оказываемого афферентной дугой на афферентный путь, может изменяться.

Вопрос об иррадиации примыкает к проблеме симультанного комбинирования рефлексов. Вопросы эти родственны по той причине, что иррадируя, рефлекс приобретает значительное количество общих конечных путей, не принадлежащих к нему в первой инстанции, но скорее принадлежащих к рефлексам, возникающим в непосредственном сегментарном соседстве с первым. Из них и формируется рефлекторное положение. В процессе иррадиации, флексорный рефлекс с правой подошвы приводит к рефлекторному разряду вдоль двигательного нерва разгибателя локтя (часть трицепса) одноименной передней конечности. Однако этот рефлекторный моторный разряд в направлении разгибателя локтя гораздо легче вызвать, раздражая левое предплечье.

Далее, флексорный рефлекс с правой подошвы, если он интенсивен, будет иррадиировать в качестве двигательного разряда в направлении к флексорам левого локтя, однако двигательный разряд флексоров левого локтя легче получить, раздражая левое предплечье.

Таким образом, иррадиация как бы объединяет в единое сложное рефлекторное действие целый ряд отдельных движений, принадлежащих первоначально к различным рефлексам. Однако рефлекс, проявления которых объединены таким образом, являются во всех случаях рефлексом, которые выше были обозначены, как аллированные. Если раздражение, вызвавшее сгибательный рефлекс с правой подошвы, оказывается только подпороговым для того, чтобы вызвать иррадиацию реакции в направлении к одноименному разгибателю локтя, а раздражение,

приложенное к левому предплечью, по своей интенсивности является только подпороговым для рефлекторного разгибания противоположного локтя, то оба эти раздражения, приложенные одновременно, взаимно усиливаются, в результате чего наступает рефлекторное движение правого предплечья.

Более того, мне представляется существенным то обстоятельство, что иррадиация осуществляется скорее *per saltum*, чем *gradatim*. Если флексорный рефлекс продолжается, можно наблюдать, как сгибание бедра (рис. 44) почти внезапно присоединяется к уже происходящему сгибанию колена.

Романес [72] сообщает об иррадиации у медузы следующее: «... не трудно получить серию литоцистов, связанных таким образом, что сопротивление, оказываемое прохождению волн определенной величины соединяющей тканью, как раз таково, чтобы позволить остаточной волне, которая исходит из одного литоциста, достичь другого литоциста, заставив этот последний дать начало другой волне, которая в свою очередь способна только дойти до следующего литоциста серии, и т. д., когда каждый литоцист действует как усиливающая батарея по отношению к волне сокращения. Это, как мне кажется, удовлетворительно объясняет механизм участия ганглиев в тех случаях, когда один или более литоцистов преимущественно проявляют свое влияние. Это значит, что такой литоцист первый дает начало сократительной волне, которая далее последовательно усиливается всеми другими литоцистами, во время прохождения ее вокруг плавательного колокола». Если на место «литоциста с преимущественным влиянием» мы поставим внешний раздражающий фактор дуги, принявший первичное раздражение, а на место остальных литоцистов поставим остальные дуги, на которые распространяется возбуждение первично возбужденной дуги, то вышеприведенное описание *Aurelia aurita* вполне применимо к процессу рефлекторной иррадиации в центральном нервном органе позвоночных.

Можно было бы возразить, что у медузы волна сокращения, достигнув литоциста, усиливается благодаря тому, что всякий раз при этом начинается новый рефлекс, который подкрепляет предыдущий. А при распространении флексорного рефлекса в направлении рефлекторных дуг предплечья, в этих последних не начинается никакой-либо реакции, которую можно было бы назвать новым рефлексом, так как эта реакция не возникла в этих дугах в результате раздражения местных рецепторов, в которых она возникает в нормальных условиях. Конечно, это является отличием и отличием существенным. Однако это отличие не обеспечивает аналогии в том аспекте, в котором мы рассматриваем явления в настоящий момент.

У медузы иррадиация рефлекса заключается в распространении его с усилением в определенных, упоминавшихся выше пунктах вследствие возбуждения последующего нового нейрона,

встречающегося на пути реакции, преодолевающей определенное пороговое сопротивление. У медузы порог, по Романесу, находится в рецепторном органе.

При иррадиации флексорного рефлекса реакция в нескольких инстанциях в новых дугах также преодолевает пороговое сопротивление и, преодолев его в какой-то момент, распространяется по этим дугам, что проявляется в виде производимых движений. В соответствии с подобным способом распространения оказывается и то, что иррадиация рефлекса скорее осуществляется скачком, чем плавно (рис. 44). И в данном случае примечательным является то, что пункты, где происходит распространение реакции, у медузы находятся на периферии, у позвоночных же располагаются центрально; иными словами, рефрактерное состояние, торможение и т. п. у медузы — явления периферические, а у позвоночных — центральные, явления усиления у позвоночных также центральной локализации. Объяснение этого такое же, как и явлений, рассмотренных выше, и совпадает с объяснением факта центральной локализации самой нервной системы (лекция 9).

Рефлекс оказывается координированным не только в тех случаях, когда местом приложения раздражения является рецептор. Раздражение центрального конца любого даже крупного афферентного нервного ствола, или даже центрального конца целого спинального афферентного корешка рефлексорно вызывает координированное движение. Этот факт банален и общеизвестен, однако на него также следует обратить внимание.

Раздражение центральных концов весьма запутанной сети афферентов разных по источнику и по характеру, объединенных в одном спинальном корешке (например, восьмом шейном), с беспорядочным смещением путей различных рефлексов приводит к результату, неожиданному для наблюдателя. Раздражение конца тибиального нерва позади лодыжки вызывает сгибание колена, бедра и голеностопного сустава, во время которого нормальное торможение разгибающих мышц сопровождается сокращением сгибающих. Однако в составе нерва имеются афферентные волокна, идущие от подошвы, которые вызывают мощный экстензорный рефлекс — экстензорный толчок.

Как получается, что этот рефлекс не оказывается связанным со сгибательным рефлексом, вызываемым с других афферентных волокон, проходящих в составе заднего корешка или тибиального нерва? Вследствие взаимодействия антагонистических рефлексов, центрального устья общего пути, куда оба «впадают», подобное смещение рефлексов предотвращается. Такая симультанная комбинированная флексорных и экстензорных рефлексов была бы проявлением дискоординации. Вычленение общего пути из частичных путей есть механизм, предохраняющий координацию от этой опасности. Раздражение нерва, содержащего перемешанные рецепторные пути различных антагонистических рефлексов, вызы-

вает через посредство центрального органа движения скелетных мышц, координированные и синергичные. Это похоже на то, как если бы два растворителя были бы одновременно пересыщены двумя кристаллоидами и пара соответствующих кристаллов одновременно упала бы в раствор. Наступила бы кристаллизация или одной, или другой соли, но не обеих вместе. Это напоминает ситуацию, когда перед одним глазом помещается одна из плоскостных фигур с перспективным изображением, которое можно понимать двояко, в смысле направления движения изображаемого движущегося предмета.

Способ блокирования антагонистических рефлексов, по-видимому, настолько сходен с процессом, который имеет место, когда один рефлекс в своем «набегании» на другой смещает антагонистический рефлекс с общего пути, что обсуждение этого вопроса может быть отложено до объяснения явления координации последовательных рефлексов. Очевидно, однако, что в иррадиации рефлекса в процессе возникновения сложного движения отдаленных друг от друга частей тела мы вправе видеть подлинный акт синтеза одновременно осуществляющихся рефлексов. Компоненты рефлекса, находящие симультанные выражения на эфферентных путях других рефлексов, объединяются с помощью процесса, который имеет тенденцию исключить антагонистический рефлекс каждой составляющей части реакции. Очевидно, что сопряженные рефлексy могут комбинироваться друг с другом как в симультанных, так и в последовательных сочетаниях, антагонистические же рефлексy могут комбинироваться только в последовательных сочетаниях.

Объединение волокон в двигательном спинальном корешке не представляет собой рефлекторного «рисунка».

Сторонники точки зрения, что двигательные волокна, объединенные в спинальном корешке, образуют комплекс, в котором в нормальных условиях волокна возбуждаются одновременно в произвольных и других движениях, ссылаются на то, что антагонистические мышцы сокращаются одновременно при раздражении того или иного корешка. Действительное же положение вещей таково, что в нормальных движениях, рефлекторных или произвольных, в особенности в области конечностей, центрифугальный разряд в направлении к мышцам осуществляется через двигательные волокна, распределяющиеся в нескольких корешках; даже в тех случаях, когда вызванное таким образом движение невелико. Что касается остальных областей, то утверждение будто скопление нервных волокон в каждом эфферентном спинальном корешке соответствует определённому синергичному сокращению мышц в виде координированного движения, противоречит наблюдению Мартина, Ньюэлла и Хартуэлла [79], установивших, что во время нормального дыхания собаки движения, которые про-

исходят в
дуются. Оди
так и друг
клетки полу
нального

Те, кто
ного кореш
движения,
корешков в
менее сильн
координиро
отдельном с
верхностное
с одним из
нормальной
конечности
в которую
гибания, по
ных судоро
позволитель
ждение вос
конечности.
зательство
динировани
вестно, что

Лично
возбуждени
ванными и
ждать, что
интенсивны
каждого ко
это условие
в случае ра
более похо
на координ

Если, с
минимальн
лось в эти
ванного д
обезьяны в
девятый п
цев без ка
ждение вос
зинца и бо
них пальц
Подобные

исходят в наружных и внутренних межреберных мышцах, чередуются. Одни расслабляются, другие сокращаются, однако как те, так и другие межреберные мышцы данного участка грудной клетки получают свои моторные волокна из одного и того же спинального корешка.

Те, кто придерживаются взгляда, что состав волокон спинального корешка носит функциональный характер, указывают, что движения, которые вызываются раздражением этих отдельных корешков в области илеча, являются не только простыми более или менее сильными сокращениями различных мышц, но и высоко координированными функциональными синергиями в каждом отдельном случае. На это можно возразить, что одно только поверхностное сходство положения, которое приняла конечность, с одним из разнообразных положений, принятых ею в процессе нормальной активности, — аналогия малоубедительная. Задние конечности лягушки, когда она пытается влезть на стенку банки, в которую она помещена, принимают положение крайнего разгибания, по внешнему виду подобное положению при стрихнинных судорогах или при раздражении восьмого корешка. Однако позволительно ли на основании этого сходства полагать, что возбуждение восьмого корешка вызывает координированное движение конечности. Та же аналогия могла бы быть использована как доказательство того, что стрихнинные судороги также являются координированными движениями конечности, хотя определенно известно, что они таковыми не являются.

Лично я не был удивлен сходством движения, вызванного возбуждением двигательного спинального корешка, и координированными нормальными движениями конечности. Можно утверждать, что для достижения сходства возбуждение должно быть интенсивным, для того чтобы вызвать максимальную активность каждого компонента сложного состава корешка. Когда я соблюдал это условие, полученные движения представлялись мне (например, в случае раздражения шестого нижнегрудного корешка обезьяны) более похожими на таковые во время стрихнинных судорог, чем на координированное движение.

Если, с другой стороны, полагать, что следует использовать минимальное возбуждение, то должен сказать, что мне не удавалось в этих условиях получить какого бы то ни было координированного движения. Например, в спинно-люмбальной области обезьяны возбуждение достаточной эффективности вызывает через девятый нижнегрудной корешок отведение хвоста и сгибание пальцев без каких-либо дополнительных движений. Такое же возбуждение восьмого двигательного корешка приводит к сгибанию мизинца и большого пальца ноги без участия остальных трех средних пальцев, но нередко с сокращением анального отверстия. Подобные комбинации движений представляются наблюдателю

курьезными и не дают оснований усмотреть в данном случае сложную координированную функциональную синергию.

Если стоять на точке зрения, что сложное мышечное сокращение, возникающее при возбуждении всего двигательного корешка, является высококоординированным актом и обусловлено целой группой сокращений в соответствии с определенным планом, смысла которого в обеспечении определенного функционального результата, то следовало бы ожидать, что перерезка одного из двигательных корешков в области конечности привела бы к утрате компонента координированного движения и что вынадеение этого движения было бы весьма нетрудно обнаружить. Обнаружить подобные последствия мне, однако, не удавалось, как не удавалось установить и ни малейших признаков их существования вообще.

Перерезка одного двигательного корешка не вызывала полной потери какого-либо элемента движения, но несколько ослабляла интенсивность ряда движений. Даже если перерезанными оказывались два спинальных двигательных корешка, отмечалось скорее ослабление движения, чем нарушение его координации. Если число соседних перерезанных нервов было больше двух, появлялись ограничения объема движения в определенном направлении. Из своих опытов я сделал заключение, что механизм вполне определенного движения каждой части конечности (например, пальца) локализован в спинном мозге, что эфферентные волокна, исходящие из него, в двигательных корешках проходят в составе многих волоконцев, и в составе по меньшей мере двух (обычно же более двух) спинальных корешков. Таким образом, полное представительство какого-либо двигательного акта не локализуется в одном двигательном корешковом волокне и даже в одном корешке, где располагается лишь неполное представительство некоторых сходных локальных двигательных актов.

Против взгляда, что комплекс эфферентных волокон в двигательном корешке является объединением функционального характера, говорит тот факт, что между ними может существовать значительное сопротивление. Это значит, что эфферентные импульсы, которые легко включают в реакцию одни элементы, осуществляют это с трудом в отношении других. Так, девятый нижнегрудной двигательный корешок обезьяны содержит иногда эфферентные волокна к мочевому пузырю и к мускулатуре ноги. Нетрудно получить рефлекс на эту последнюю через эфферентный корешок девятого нерва, но относительно трудно получить оттуда же рефлекс на мочевой пузырь.

Взгляд на синергетический характер объединения волокон в спинальном двигательном корешке предполагает (или из него следует), что принцип смежного расположения является весьма существенным для процессов спинальной координации. Однако являются ли отдельные спинальные и бульбарные элементы дыхательного центра менее совершенно функционально связанными

только погос
оси? согласо
степеней кач
ственной. I
в спинальн
ным объедин
нации [136]

Реценз
лекса и
лем ра
локон
ферент
Подобн
ит с аффе

Рис. 48. Ко
нальных ко
sus. Общее и
и

На правой ст
граница каждо
ния. Зоны бы
дими «остаточ
деления грани
деленного
средние данн
совый слепок
Пунктирная
дорсальной
поверхности
новую линию
зоны волоко
предельных
спины приле
корешков об
что границы
ласти конечн
падают с гр
рефлексов. Н
стигательной
являются по
падают с
нальных кор

предельн
топограф
Кожное
кожных
и 13).

То же
нижней
Даже от
зорного
по край
делу ре

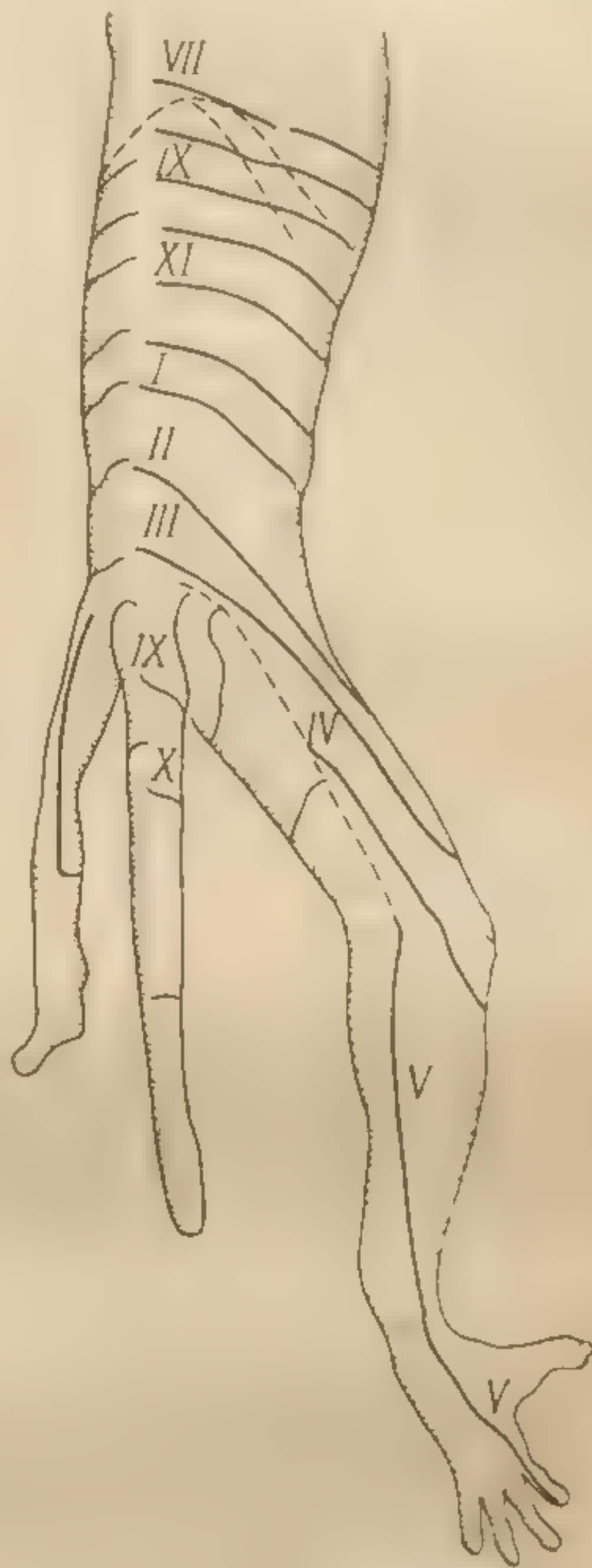
только потому, что они отделены друг от друга по ходу нервной оси? Согласованность их реакций гарантируется в гораздо большей степени качественной их близостью, нежели близостью пространственной. Поэтому я считаю, что вся совокупность волокон в спинальном двигательном корешке не является функциональным объединением в смысле представительства какой-либо координации [136].

Рецептивное поле рефлекса не совпадает с полем распределения волокон спинального афферентного корешка.

Подобным же образом дело обстоит с афферентным корешком. Рас-

Рис. 48. Кожные зоны афферентных спинальных корешков обезьяны *Macacus rhesus*. Общее их распределение на туловище и задней конечности.

На правой стороне изображена только задняя граница каждого поля; на левой — только передняя. Зоны были установлены с помощью методики «остаточной чувствительности». После определения границ зоны спинального корешка у определенного количества отдельных животных средние данные наблюдений переносились на гипсовый слепок *Macacus rhesus* в виде ряда линий. Пунктирная линия, направляющаяся от средней дорсальной линии наружу вдоль дорсальной поверхности бедра, представляет собой дорсальную линию задней конечности. К ней прилежат зоны волокон чувствительных корешков, распределенных в коже конечности, как в область спины прилежат кожные поля соответствующих корешков области туловища. Следует отметить, что границы зон спинальных корешков ни в области конечности, ни в области туловища не совпадают с границами рецептивных полей кожных рефлексов. Кожные поля чесательного рефлекса, сгибательного рефлекса, экстензорного толчка являются полями, которые ни в какой мере не совпадают с кожными зонами афферентных спинальных корешков. Ср. этот рисунок с рис. 13, А.



пределение любого афферентного пути в коже не соответствует топографии рецептивного поля какого-либо кожного рефлекса. Кожное поле чесательного рефлекса составляется из отдельных кожных полей многих соседних спинальных корешков (ср. рис. 48 и 13).

То же относится и к кожному полю чесательного рефлекса нижней конечности, а также к рефлексу с передней конечности. Даже относительно ограниченное рецептивное поле [251] экстензорного толчка является участком, в который входят части по крайней мере двух спинальных корешков. Точно так же пределы рецептивных полей кожных рефлексов не совпадают с топо-

графией полей распределения спинальных корешков. Далее афферентный нерв разгибателя голени вызывает тот же рефлекс, какой вызывается с нерва сгибателя, хотя оба рефлекса относятся к совершенно различным нервам.

УСИЛЕНИЕ

Взаимное наложение многих рефлекторных реакций на путях, первоначально принадлежащих иной рефлекторной дуге, чем та, которая активируется в данный момент, ведет к тому, что одно раздражение вызывает сложную рефлекторную реакцию, которая по своему проявлению равноценна всей сумме отдельных сопряженных рефлексов, вызываемых в одно и то же время.

Если у спинального животного раздражать одну из передних лап, часто можно наблюдать одновременное сгибание задней ноги противоположной стороны. Раздражение этой задней конечности также ведет к подобному же рефлексу. Если раздражать обе эти конечности одновременно, сгибательное движение получить легче, чем при изолированных раздражениях. Эти две значительно отделенные друг от друга рефлекторные дуги усиливают одна другую в их совместном влиянии на общий конечный путь. Точно так же обстоит дело с некоторыми рефлекторными дугами, берущими начало в коже ушной раковины уха противоположной стороны. Возбуждение в этих дугах усиливает возбуждение в только что упомянутых дугах, берущих начало от предплечья задней ноги противоположной стороны.

Это усиление — существенное явление, характеризующее единство всего спинального механизма, но еще более характерны в этом отношении результаты исследований Экснера [99, 149]. Звук, направленный к уху наркотизированного кролика спустя один момент после раздражения лапы, увеличивал амплитуду рефлекторного движения лапы, вызванного раздражением ее. Подобную же суммацию рефлексов изучил Штернберг [130].

Ею же можно объяснить влияние различных раздражений на коленный рефлекс, исследовавшееся Ендраассиком [105], Митчеллом и Льюисом [107], Ломбардом [119] и Боудичем и Уорре-ребральных и субцеребральных рефлекторных дуг. В отношении этих дуг мы можем привести наблюдения Бубнова и Гейденгайна [92], а также Экснера [99] на наркотизированных собаках и кошках. В их экспериментах слабые раздражения кожи конечности усиливали влияние непосредственно наносимых раздражений области коры мозга, где локализуется представительство этой конечности.

Наблюдения Экснера доказали, что минимальные электрические раздражения, наносимые один тотчас вслед за другим в области коркового представительства передней конечности у кро-

лика, а также на кожу конечности противоположной стороны, оказывали взаимнооблегчающее влияние (*Bahnung*) друг на друга. Он указывает, что это взаимное усиление имело место и тогда, когда кора удалялась и раздражение мозга наносилось непосредственно на белое вещество, расположенное под корой. Он утверждает поэтому, что местом, где осуществляется облегчение, являются спинальные центры. Нижеследующее изложение полностью соответствует этой точке зрения.

В некоторых приведенных примерах координация исчерпывалась областью одной конечности или пары конечностей. Однако тот же принцип распространяется и на реакции больших дуг, возникающих в рецепторных органах головы, например в глазу, и вовлекающих большое количество мышечных трактов в одно целостное высоко координированное движение. Каждые отдельные движения являются при этом теми основными элементами, которые в своей совокупности формируют поведение индивидуума, постоянно совершенствуемое нервной системой.

В данном же случае, а именно, при параллельном раздражении передней лапы и задней лапы противоположной стороны, проявления координации легко проследить дальше: при комбинированном двойном раздражении нога противоположной стороны разогнута в локте и согнута в плече, а задняя нога одноименной стороны разогнута в колене и бедренном суставе. К этому мы могли бы добавить и другие движения, также вызванные тем же раздражением, например движения глазных яблок, губ, гортани и артериальной стенки сосудов области *splanchnici*. Однако это добавление в данном этапе изложения не является необходимым.

Как было отмечено выше, для организма не является обычным положением, когда в одно и то же время на него воздействует только один раздражитель. Гораздо более обычным для него являются условия одновременного воздействия сразу многих факторов, когда поведение его обуславливается группой раздражителей, действие которых в каждый данный момент является для организма определяющим. Такая группа нередко состоит из какого либо одного доминирующего раздражителя и остальных, усиливающих его действие. Вся эта совокупность образует некую констелляцию раздражений, которая в определенной последовательности во времени уступает место другой констелляции, и последняя в свою очередь становится определяющей.

Одновременные раздражения приводят целый ряд дуг в состояние активного контакта с их конечными путями. В нашем частном примере, дуги одной передней конечности и одной задней оказываются в действительном контакте с общими конечными путями сгибания этих конечностей и общими конечными путями разгибания отдельных двух конечностей, а также с общими конечными путями сгибания шеи. Эти же параллельно действующие раздражители одновременно блокируют другие дуги, препятствуя акти-

вазии их контакта с общими конечными путями разгибания одной передней и одной задней конечности, именно тех, которые стимулируются, и затормаживая сгибание противоположных передней и задней конечности и выпрямление шеи. Далее, эти реакции несомненно получают подкрепление через посредство рецепторных дуг в мышцах и дуг, возникающих в рецепторах лабиринта уха. Пример усиления именно этого типа с мышечных рецепторов мы уже приводили (лекция 4).

Таким образом, в любой момент реакции животного осуществляется целая совокупность рефлекторных реакций. В этой совокупности положительный элемент, а именно общие конечные пути (группы моторных нейронов), активно разряжаясь, оказывает согласованное воздействие со стороны доминирующей рефлекторной дуги, усиленное большим количеством дуг, сопряженных с ним. Доминантная рефлекторная дуга в приведенном примере является дугой, исходящей из ноцицептивных рецепторов правой задней лапы. Подкрепляющими дугами на этой фазе реакции являются отдельные экстензорные дуги, отдельные проприоцептивные дуги и некоторые дуги лабиринта. Однако в этой симультанной комбинации рефлексов имеется также и негативный элемент. Рефлекс не только овладевает некоторыми общими конечными путями и разряжает нервные импульсы в направлении этих путей, но он овладевает также общим конечным путем, мышечный аппарат которого препятствует активации мышц противоположного действия, блокируя нервные разряды, направляющиеся к ним. Эту негативную сторону, составляющую общее влияние рефлекса, увидеть труднее, однако она настолько же важна, как и позитивная, подлинным дополнением которой она является. Потому рефлекс, возникший с одной группы рецепторов, в значительной мере исключает возможность осуществления рефлекторных реакций с других рецепторов, хотя бы эти последние и подвергались раздражению. Именно таким путем моторные пути в каждый данный момент организуются в единую комбинацию согласованной синергии, объединяются для реализации одного какого-либо действия.

Поэтому в форме двигательного рефлекса мы имеем реакцию, обусловленную констелляцией близких по характеру раздражений, из коих одно преобладает, и реакция как одно целое отражает взаимодействие отдельных нервных элементов в центральном органе, проявившееся в виде определенной последовательности движений, последовательности, которая может распространяться по всему протяжению центрального нервного органа. Эта реакция имеет свою позитивную сторону, проявление которой можно проследить в виде активного разряда, исходящего из ряда конечных пунктов нервной сети, и свою негативную сторону, диаметрально противоположную позитивной и выявляющуюся в блоке, подавлении или отсутствии нервного разряда.

Возможн
спинального
вне реакции
в реакцию
поэтому ост
вами, эта ч
чтобы оказ
Однако эта
лекторной р
тактных вы
оперативной
связь в пред
совершенство

По отно
никает вопр
интенсивнос

Некотор
сивностью
ром может
тенсивности
согнутая по
ляется очеви
дой рефлек
рефлекса, ес
должна нап
дражении не
последнего.

ного рефлек
ния конечн
которые сов
ния. Когда
бинацией дв
ного поля, б
бание, сост
по мопм наб
которая име
ских движен

Поэтому
комбинации
в увеличени
случаев. Эти
дивидуальны
сам, отличаю
терпстик, ст

Возможно, что даже в генерализованных рефлексах бульбо-спинального животного значительные части центров остаются вне реакции, хотя обширные области нервных центров вовлекаются в реакцию в одно и то же время. Эта часть нервной сети должна поэтому оставаться к данной реакции безразличной. Другими словами, эта часть остается открытой во время реакции, для того чтобы оказаться активизированной какой-либо иной реакцией. Однако эта вполне вероятная нейтральность и дискретность рефлекторной реакции и ее полей, возможно, значительно меньше у интактных высших позвоночных, чем у низших или у высших после оперативного вмешательства [300]. При наличии головного мозга связь в пределах всей нервной сети, возможно, значительно более совершенна, чем тогда, когда он удален.

По отношению симультанного комбинирования рефлексов возникает вопрос, весьма тесно связанный с вопросом о градациях интенсивности рефлекса.

Некоторые рефлексy могут проявляться с различной интенсивностью в зависимости от интенсивности раздражения. Примером может явиться флексорный рефлекс. По мере увеличения интенсивности кожного раздражения, высота, на которую поднимается согнутая нога, в свою очередь увеличивается. Однако представляется очевидным, что подобного эффекта не следует ждать от каждой рефлекторной реакции. Например, в случае чесательного рефлекса, если лапа в ответ на раздражение в определенном месте должна направиться к этому месту, эта реакция при сильном раздражении не вызывает сгибания лапы дальше места приложения последнего. И мы видим, что увеличение интенсивности чесательного рефлекса, не увеличивая интенсивности тонического сгибания конечности, приводит к усилению клонических движений, которые совершаются вокруг одного и того же среднего положения. Когда чесательный рефлекс вызывается одновременной комбинацией двух рефлексов, начинающихся с двух точек рецептивного поля, близко расположенных одна к другой, тоническое сгибание, составляющее основной компонент обоих рефлексов, по моим наблюдениям, не суммируется. В этом случае суммация, которая имеет место, проявляется в более энергичных клонических движениях комбинированного рефлекса.

Поэтому представляется вероятным, что при одновременной комбинации рефлексов усиление хотя и проявляется иногда в увеличении амплитуды сокращения, не обязательно для всех случаев. Эти рефлексы обнаруживают весьма значительные индивидуальные особенности, подобно различным типовым рефлексам, отличающимся крайней индивидуальностью временных характеристик, степеней интенсивности и т. д.

Лекция 6

СЛОЖНЫЕ РЕФЛЕКСЫ (ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНАЯ КОМБИНАЦИЯ)

Краткое содержание. Координация последовательностей рефлексов. Цепные рефлексы (Лёб). Накладывание во времени последовательных раздражений друг на друга. Последовательность аллированных рефлексов. Проторение (Bahnung) и одновременная индукция. Последовательность антагонистических рефлексов. Роль торможения в передаче возбуждения этого рода. Различные взгляды на природу торможения (Розенталь, Вундт, Гаринг, Гаскелл, Фервори, Макдональд). Интерференция рефлексов. Изменяющиеся рефлексы. Предположение Мак-Дугалла о дренаже энергии. Компенсаторные рефлексы. Факторы, определяющие борьбу между антагонистическими рефлексами. Последовательная индукция. Явление отдачи в спинальных реакциях; тенденция к восстановлению рефлекторного равновесия. Утомление рефлексов. Относительно высокое сопротивление утомлению, присущее общему конечному пути, т. е. моторному нейрону. Интенсивность реакции как определяющий фактор в борьбе эфферентных дуг за обладание общим конечным путем. Ноцицептивные нервы. Преимущество рефлексов, начинающихся с рецепторов, которые рассматриваются как органы чувств и с которых начинаются ощущения выраженного эфферентного характера. Устойчивость тонических рефлексов к влиянию утомления. Все эти факторы обуславливают некоторое непостоянство особенностей, характеризующих поведение в центральной нервной системе.

Последним, что мы рассмотрели, была координация рефлексов в их одновременной комбинации. Теперь мы переходим к последовательностям рефлексов. Рефлексы осуществляются один за другим в последовательных комбинациях. И в процессе формирования цепи последовательных реакций, локализованных в различных местах, можно подметить процессы различного характера. Один из них заключается в реакции на внешнее раздражение, обуславливающей появление последующего рефлекса. Рефлекторное выбрасывание языка у лягушки, обусловленное видом мухи, приводит в случае удаи к соприкосновению мухи со слизистой рта, к появлению стимула, вызывающего закрывание рта, что, вероятно, обеспечивает стимул для последующего глотательного движения и т. д. В своем исследовании «Попытка физиологического объяснения психических явлений» Эксер рассматривал образование цепей рефлекторных реакций, из которых каждая предыдущая является стимулом для последующей. Лёб отлично иллюстрировал эти явления в своей «Физиологии мозга». Последовательность рефлексов, проявляющихся в подобных процессах и распростра-

няющихся таким образом от одного сегмента к другому, он называл цепным рефлексом (Ketten-reflexe). Моссо [66], Кронекер и Мельцер [89, 90, 101], Шово [218] и Цваадемакер [235, 272] проанализировали отдельные звенья этих рефлексов во время глотания.

Моссо [66] показал, что на эзофагеальной стадии глотательного движения каждый рефлекс вышележащей части пищеводного канала немедленно сопровождается реакцией соседней нижележащей части. В этой последовательности реакций участвует бульбарный центр, поскольку вся последовательность нарушается, если перерезаются ветви блуждающего нерва, в которых содержатся нервные пути, направляющиеся к этому центру или исходящие из него. Недавно Бидерманн показал весьма сходную последовательность рефлексорных реакций в процессе ползания земляного червя. Как и в предыдущем случае, вся последовательность включает рефлекс, осуществляющиеся в центральной нервной системе. По-видимому, действие каждого предыдущего сегмента обеспечивает стимул для рефлексорного акта в последующем сегменте.

Организованная последовательность движений характеризует поведение животных во внешней среде. В случае ли ползущего дождевого червя [273], летящего насекомого или плывущей рыбы каждый наблюдатель принимает, что перед ним — слаженный комплекс рефлексов. Один акт следует за другим, не сливаясь с ним. Однако, наблюдая внешние причины этого следования, мы убеждаемся, что природе не свойственно положение, когда один возбуждающий стимул начинает действовать только после прекращения действия другого. Обычным оказывается одновременное воздействие на животного целого ряда агентов, осуществляющееся в каждый данный момент таким образом, что одна или другая группа этих агентов становится (чаще всего вследствие увеличения интенсивности) на некоторое время преобладающей. Таким образом, в определенный момент доминирует то одна, то другая группа агентов. Может случиться, что стимул прекращает свое действие именно в тот момент, когда начинается действие другого агента, однако, как правило, влияния отдельных стимулов во времени взаимно перекрывают друг друга. Таким образом, каждый рефлекс у интактного животного включается в наличное состояние относительного равновесия, причем природа последнего также рефлексорная.

Было показано, что рефлексорные движения по их отношению друг к другу могут быть участвующими в сопряженных реакциях, облегчающими и усиливающими друг друга или антагонистическими. Антагонистические рефлекс не входят в симультанные комплексы. Последние объединяют только аллированные рефлекс. Однако в рефлексорные комплексы последовательного ха-

рактера могут входить как сопряженные, так и антагонистические рефлексы.

Если вызвать чесательный рефлекс с какого-либо участка кожного рецептивного поля, а затем, когда рефлекс уже начался, вызвать другой чесательный рефлекс с участка, расположенного неподалеку от первого, чесательная рефлекторная реакция в условиях двойной стимуляции по своему характеру будет отличаться от первого проявления рефлекса весьма незначительно. После прекращения первого раздражения рефлекс не исчезает, поддерживаемый вторым раздражением, и почти или вовсе не изменяется заметно по своему характеру по сравнению с первоначальной реакцией. В этом случае второй рефлекс, который следовал за первым, подобен последнему. Таким образом, по своей внешней форме, а также по своему практическому назначению вторая реакция является простым продолжением первой.

Однако если точка приложения второго раздражения, находясь в пределах рецептивного поля чесательного рефлекса, будет расположена на значительном расстоянии от точки приложения первого раздражителя, то совершенно очевидно, что рефлекс после напесения второго раздражения окажется измененным. Так, если раздражения локализовались в рецептивном поле таким образом, что первое из них вызывало низкий, а второе высокий рефлекс, реакция хотя и начиналась как низкая, переходила в форму высокой, если второе раздражение (при достаточной его силе) накладывалось на первое. И, наоборот, реакция принимает форму низкой, если второй раздражитель в силу его локализации обычно вызывает именно эту форму.

Среди компонентов чесательного рефлекса имеются различные степени сходства, соответствующие степеням взаимной близости точек рецептивного поля, с которых эта реакция вызывается. Поэтому, когда рефлекс осуществляется тотчас вслед за другим рефлексом, с которым он аллирирован, он поддерживает реакцию, которая в этот момент уже в ходу, на прежнем уровне, и если собственный его характер в некоторой степени отличен от характера предыдущей реакции, изменяет этот последний в смысле уподобления своему собственному, не препятствуя, однако, осуществлению протекающей реакции. Ведь немедленное следование одного сопряженного рефлекса за другим — весьма обычное явление. Всякий раздражитель, который передвигается по рецептивному полю, должен, по-видимому, вызывать подобную последовательность: кусок пищи, движущийся по поверхности языка, раздражитель, перемещающийся в поле зрения, предмет, передвигающийся по поверхности кожи, и, как пример последнего случая, — паразит, ползущий по рецептивному полю чесательного рефлекса [252].

В таких последовательных комбинациях рефлексы, по крайней мере чесательный рефлекс, объединены не только внешними обсто-

ятельствами — особенностями воздействия раздражителя. В подобной последовательности порог каждого последующего рефлекса понижается вследствие реакции, непосредственно ей предшествующей.

Подпороговое раздражение, нанесенное в точке *A*, превращает также подпороговое раздражение, наносимое в точке *B*, лежащей вблизи от точки *A*, в надпороговое при условии, что второе раздражение следует за первым спустя короткое время, например 500 сигм. Размеры рецептивного поля, в пределах которого скажанное может быть продемонстрировано на примере чесательного рефлекса, составляют 5—6 см. Эффект достигается легче всего при униполярном раздражении индукционным током с помощью стигматического электрода в виде позолоченной энтомологической булавки. При таком способе раздражения возможна количественная оценка результатов. Однако явление это весьма характерно и просто иллюстрируется [287] различием между раздражающим действием края картонной карты примерно 18 см длины, прижимаемой всей своей длиной сразу к рецептивному кожному полю в продолжение приблизительно 5 сек., и, с другой стороны, при таком же скольжении одного из углов карты вдоль линии в течение 5 сек. В первом случае вызывается простой рефлекс, состоящий из небольшого числа чесательных движений, после которых он замирает. В последнем же случае вызывается мощный рефлекс, который длится не ослабевая и превышает по времени действие раздражителя. Последовательная линия в качестве раздражения более эффективна, нежели одномоментная линия той же длины и длительности. Далее, если легкий диск 3 см в диаметре, немногим больше миллиметра по толщине свободно вращать при помощи рукоятки, так чтобы он поворачивался при этом на поверхности кожи, такой круг не может, потирая рецептивное поле кожи, вызвать рефлекторную реакцию, но вызывает ее при катании по той же поверхности. То же происходит, если использовать цилиндрическую шестерню. Даже если расстояние между двумя точками не превышает 2 см, при продвижении диска по поверхности наступает последовательная суммация, и рефлекс вызывается по мере того, как передвигается диск. Если паразит, передвигаясь по коже, вызывает возбуждение, которое только немногим ниже порогового, такое продвижение настолько повышает возбудимость поверхности кожи, что возникает чесательный рефлекс. Несомненно, кожу и паразита мы вправе рассматривать как два соревнующихся приспособительных механизма в действии. Возможно, что именно для избежания последствий пространственного протерения и развилась у блохи способность к передвижению скачками. Это протерение, которое имеет место вокруг раздражаемой точки, должно быть явлением, находящим еще более яркое выражение в суммации раздражений (каждое из которых в отдельности — подпороговое), наносимых последовательно в одной и той же точке.

Тот факт, что при этом отмечается влияние на другие точки, расположенные по соседству, так же как и в точке нанесения раздражения, представляет собой еще одно доказательство центральной связи соседних рефлекторных дуг одного типа. Такое влияние в случае подпороговых раздражений существует непродолжительное время, но при этом является одним из факторов, действовавших в опыте с картонной карточкой, только что упомянутом нами. Это распространение влияния на соседние точки существенно, так как хотя оно и кратковременно, но может способствовать поддержанию одного и того же рефлекса. Оно благоприятствует осуществлению последовательностей тесно сопряженных рефлексов. Удобно иметь обозначение для такого рода протекания. Термин одновременная индукция (immediate induction) представляется нам в данном случае наиболее подходящим.

Явления, родственные только что рассмотренным, встречаются в физиологии зрения. Движущаяся точка в периферическом поле видна более отчетливо, чем линия той же длины, направления и длительности. Далее, ряд точек, из которых каждая меньше минимально видимой и отдаленных друг от друга на расстоянии, большее, чем то, которое позволило бы их ретинальным отражениям соединиться вследствие сливания, становится видимым. Вероятно, благодаря такому процессу становятся видимыми линии, диаметр которых меньше, чем диаметр дуги, минимально видимой. Я обнаружил видимые простым глазом нервные волокна, окрашивающиеся осмием, диаметр которых 4 мк, они наблюдались мною и другими работниками лаборатории. В этих зрительных феноменах усиление, вследствие положительной индукции, по-видимому, играло свою роль, точно так же как это имело место в случае чесательного рефлекса.

В последовательности рефлексов, последующий рефлекс может почти не отличаться или отличаться весьма незначительно от предыдущего или же в некоторых деталях совершенно не походить на него.

Если рефлексы очень похожи друг на друга, трудно сказать, в какой момент в условиях суперпозирования раздражений осуществляется переход одного рефлекса в другой, так как начальный рефлекс при прекращении первого раздражителя поддерживается в неизменном виде вторым раздражителем. Однако если рефлексы отчетливо различны, как например низкий чесательный рефлекс и высокий чесательный рефлекс, момент перехода отчетливо виден, так как рефлекс принимает форму реакции, которая была бы обусловлена вторым раздражением, и после прекращения первого раздражения продолжается в такой форме (рис. 49). По моим наблюдениям, переход по крайней мере в этом рефлексе не включает в себя период суммации двух рефлексов в том смысле, что рефлекс в условиях двух раздражений *A* и *B* не состоит из ответной реакции на раздражение *A*, суммировавшейся с реакцией

на раздражение *B*.
 ход от одного ре-
 перного. В этом с-
 ениции обих
 обозначать терми-
 нует при пер-
 рефлексе задний
 в форме высокой
 представляет со-
 ную степень сход-
 стьм флексорным
 и это более вырази-
 в первом из двух
 можно различить
 тоническое сгибан-
 торое, так сказа-
 дывается клониче-
 жение. Если ч-
 рефлексе в этой ф-
 дывается на флексе
 лекс, результат
 кой, какой пред-
 рис. 50).

Рис. 49. Чесательный

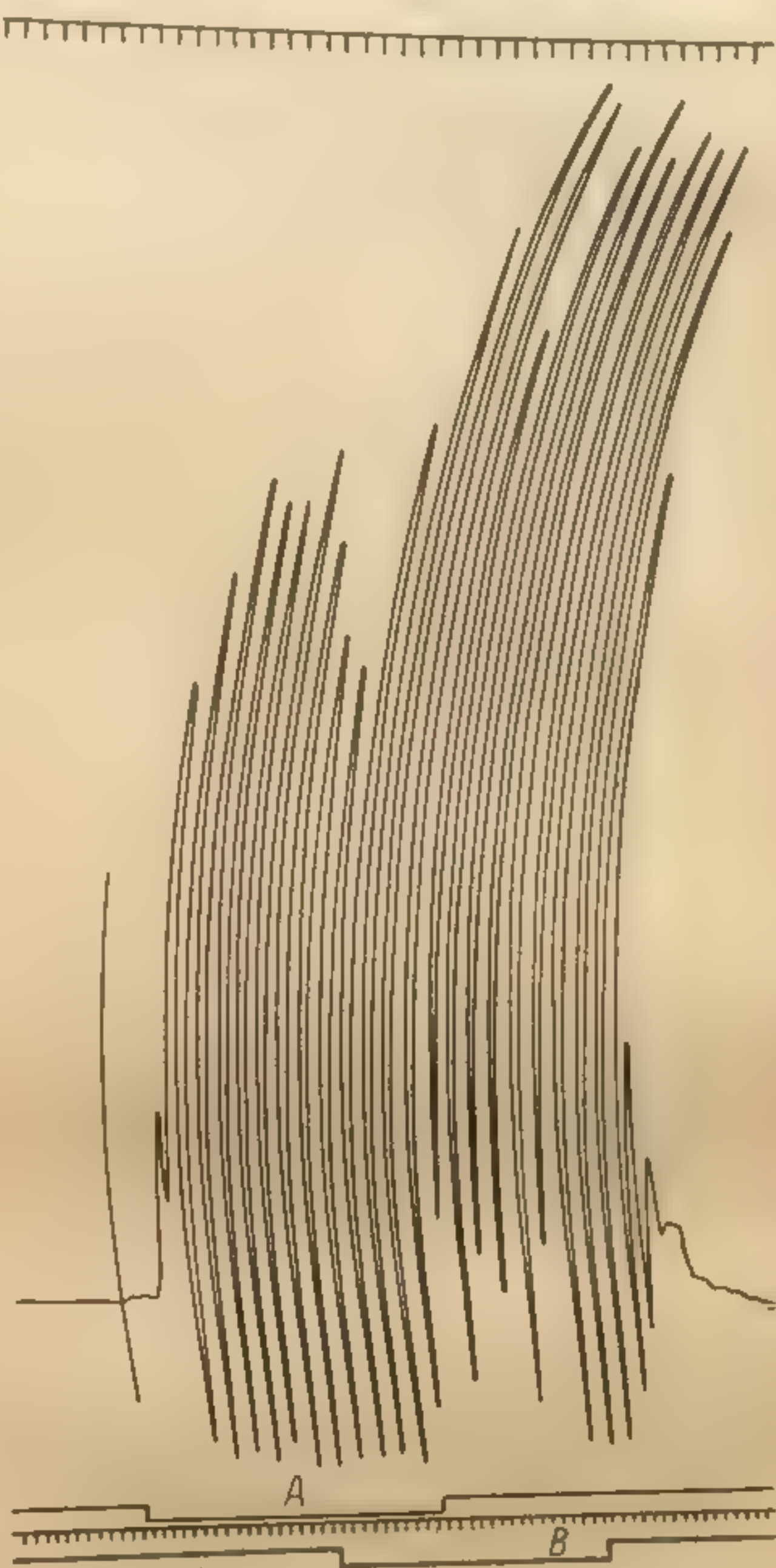
Сверху вниз, время, в С-
 физическая кривая чес-
 лекса, полученного с
 ной точки *A* в форме н-
 и затем с репентивной
 щей более дорсальной,
 высокого рефлекса (д-
 бание в бедре, поддер-
 нус, больше); линия
 линии обозначает врем-
 участка *A*); ритм инд-
 гов, использованных
 жения; линия *B* (ин-
 обозначает время ра-
 етка *B*).

Переход осущ-
 ческого сокращен-
 сам. В переходе о-
 сокращение флек-
 чесательного реф-
 амплитуда тониче-
 мерно равнялась су-
 обе амплитуды су-
 лась бы значитель-
 ности. Однако за-

на раздражение *B*. Таким же образом дело происходит при переходе от одного рефлекса к другому, еще более отличающемуся от первого. В этом случае также отсутствует какой-либо период объединения обоих рефлексов. Такое объединение можно было бы обозначить термином «слияние». Как правило, такое слияние отсутствует при переходе одного рефлекса в другой. Чесательный рефлекс задней конечности в форме высокой реакции представляет собой известную степень сходства с простым флексорным рефлексом, и это более выражено, когда в первом из двух рефлексов можно различить отчетливое тоническое сгибание, на которое, так сказать, накладывается клоническое движение. Если чесательный рефлекс в этой форме накладывается на флексорный рефлекс, результат обычно такой, какой представлен на рис. 50.

Рис. 49. Чесательный рефлекс.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая чесательного рефлекса, полученного с одной рецептивной точки *A* в форме низкого рефлекса и затем с рецептивной точки *B*, лежащей более дорсально, чем *A*, в форме высокого рефлекса (тоническое сгибание в бедре, поддерживающем клонус, больше); линия *A* (понижение линии обозначает время возбуждения участка *A*); ритм индукционных ударов, использованных в виде раздражения; линия *B* (понижение линии обозначает время раздражения участка *B*).



Переход осуществляется без слияния даже в отношении тонического сокращения, т. е. элемента, вероятно общего обоим рефлексам. В переходе отсутствует период, в течение которого тоническое сокращение флексорного рефлекса суммировалось бы с таковым сокращения чесательного рефлекса. В случае, изображенном на рисунке, амплитуда тонического сокращения чесательного рефлекса примерно равнялась амплитуде флексорного рефлекса. Поэтому если обе амплитуды суммировать, их объединенная амплитуда оказалась бы значительно выше амплитуды каждого рефлекса в отдельности. Однако запись показывает наличие плавного непрерывного

перехода флексорного рефлекса в чесательный, в котором нет стадии суммирования амплитуд обоих сокращений. Именно это я имел в виду, говоря, что переход от одного рефлекса к другому осуществляется без слияния их.

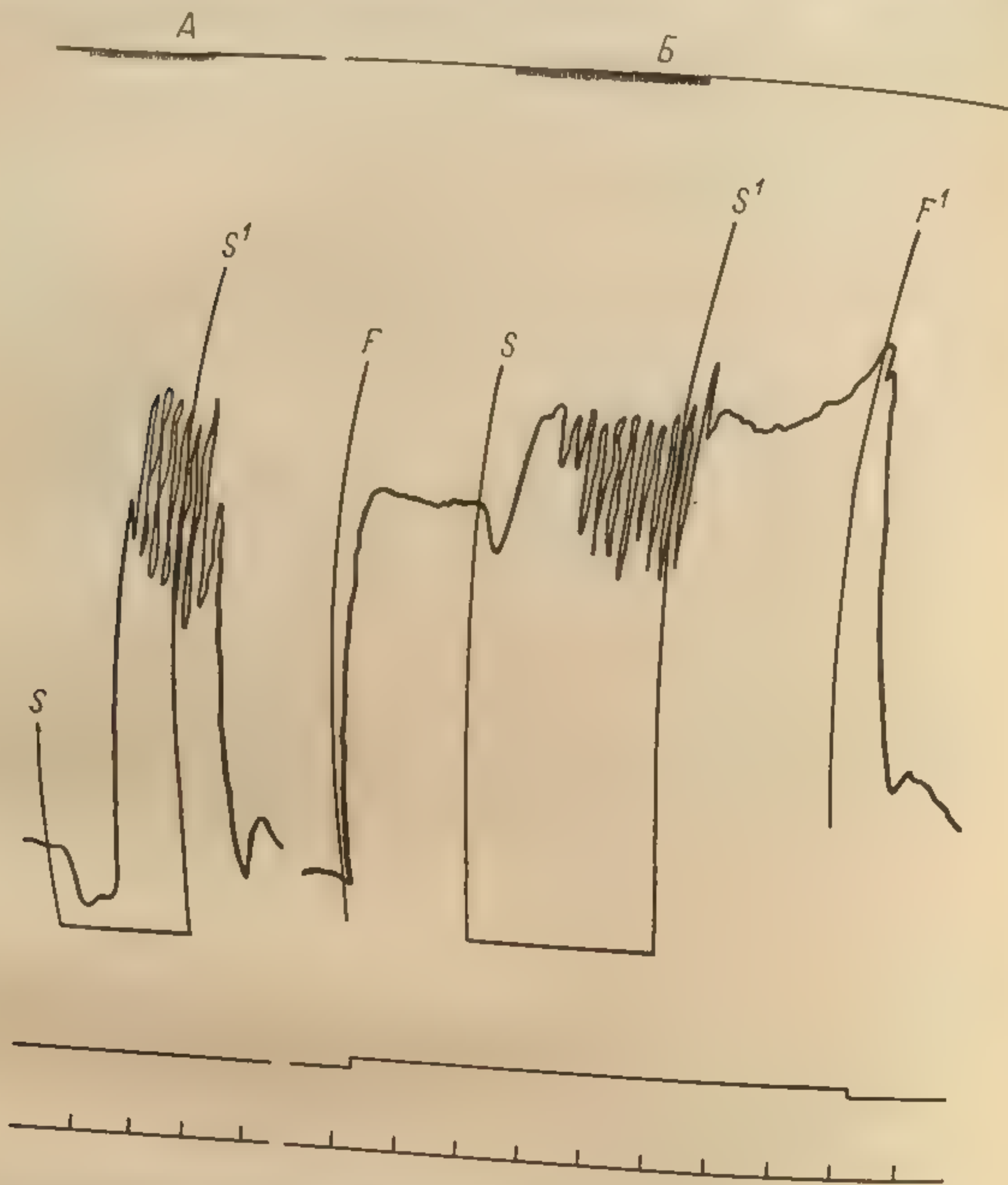


Рис. 50. Взаимодействие чесательного и флексорного рефлексов. Спинальная собака. Эффект взаимоперекрывания раздражений во времени для флексорного и чесательного рефлексов.

Сверху вниз: линия отметки чесательного рефлекса (A и B); миографическая кривая (на A — вертикальные штрихи обозначают начало S и окончание S' только чесательного раздражения, на B, S — то же, что на A; F и F' начало и прекращение раздражения сгибательного рефлекса); линия на B подъем рычажка обозначает нанесение раздражения для флексорного рефлекса); время, в 1 сек. Кажется, что чесательный рефлекс смещает флексорный рефлекс. Если бы он слился с последним, подъем рычажка был бы выше, чем он есть в действительности (ср. чесательный рефлекс на A и B).

Начало одного рефлекса не свободно от влияния другого рефлекса (в частности, латентное время его весьма вариабельно). В примере, приведенном на рис. 50, чесательный рефлекс, хотя интенсивность его и не увеличилась, обнаруживает неопределен-

ность начала с рефлексе вызыва- щем переход от

Рис. 51. Вза- Смещение ш

Сверху вниз: рефлекса, пре- фаризация) и прекращени- нальная линия тельного рефл- ная фардизап- чесательный ре- гательный ре- только в мод- его раздражит- после пр

ному, хотя и с рефлекса к др- наблюдаются п- ный рефлекс менена и латен- Степень измен

ность начала своего клонического компонента, чего не было, если рефлекс вызывался изолированно. Далее, на рис. 51, показывающем переход от перекрестного шагательного рефлекса к чесатель-

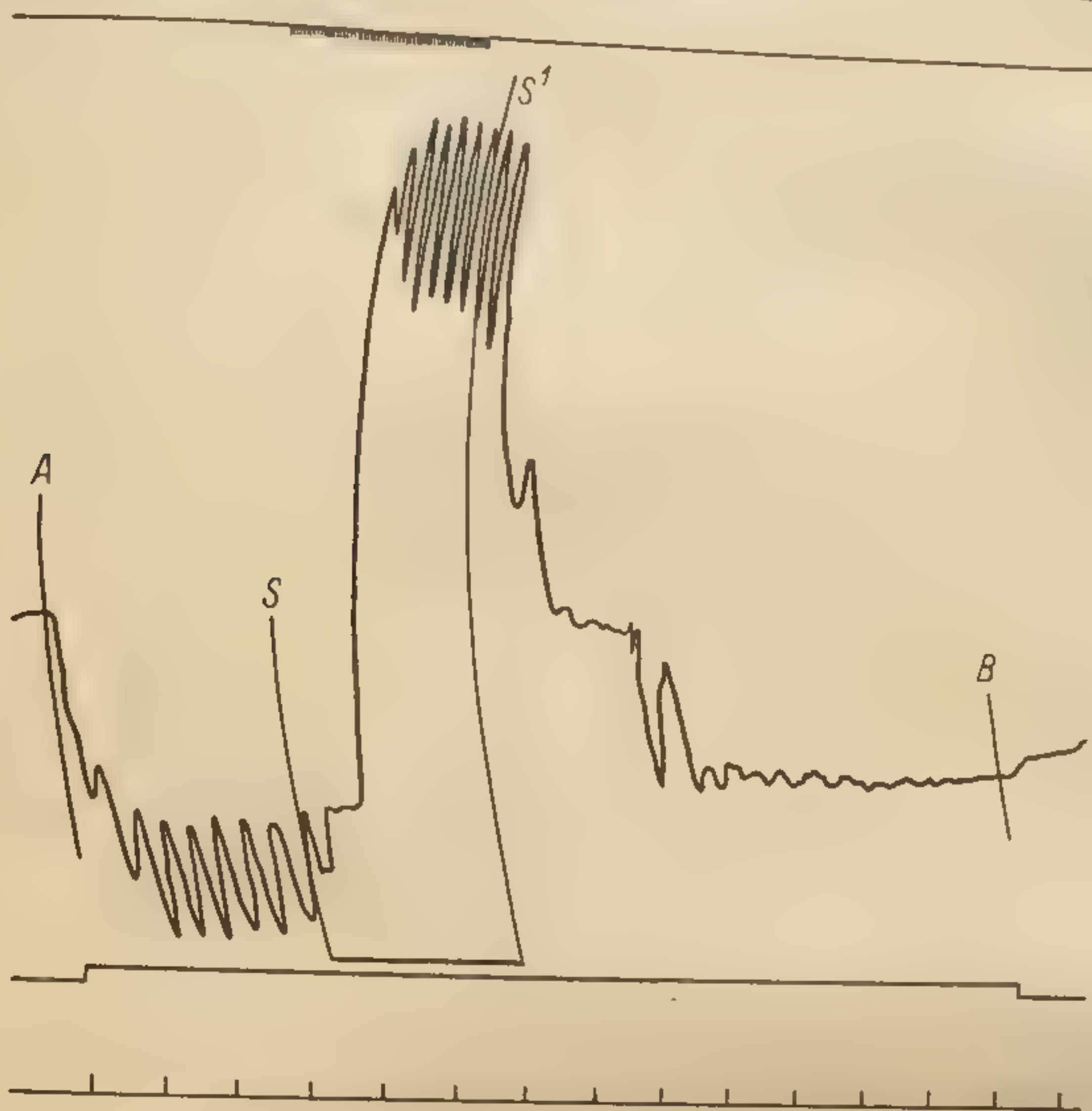


Рис. 51. Взаимодействие шагательного и чесательного рефлексов. Смещение шагательного рефлекса чесательным в течение раздражения, адекватного для первого рефлекса.

Сверху вниз: линия, обозначающая действие раздражителя для чесательного рефлекса, представляющего собой 75 ударов прерывистого тока (униполярная фарадизация) частотой 30 в секунду; миографическая кривая (A, B — начало и прекращение действия раздражителя для шагательного рефлекса, S, S' — начало и окончание действия раздражителя для чесательного рефлекса); сигнальная линия (подъем ее соответствует действию раздражителя для шагательного рефлекса — перекрестный рефлекс, когда раздражитель (униполярная фарадизация) наносился на противоположную конечность); время, в 1 сек. Чесательный рефлекс после значительного латентного периода смещает шагательный рефлекс. Перекрестный шагательный рефлекс возобновляется только в модифицированном и неполном виде, хотя действие вызывающего его раздражителя продолжается без изменения в течение примерно еще 7 сек. после прекращения действия раздражителя чесательного рефлекса.

ному, хотя и отсутствует период слияния при переходе от одного рефлекса к другому, однако при прекращении второго рефлекса наблюдаются признаки первой реакции. Перекрестный шагательный рефлекс останавливается, однако реакция значительно изменена и латентный период ее значительно больше, чем до этого. Степень изменения (по моим данным) больше, чем допустимо при-

нять за счет одного утомления в течение времени действия раздражителя, хотя самое движение еще отсутствовало; ритм заметно ослаблен.

Если переход от одного рефлекса к другому рефлексу, подобному первому, осуществляется с большей легкостью без периода слияния обеих реакций, то еще более легко должен происходить

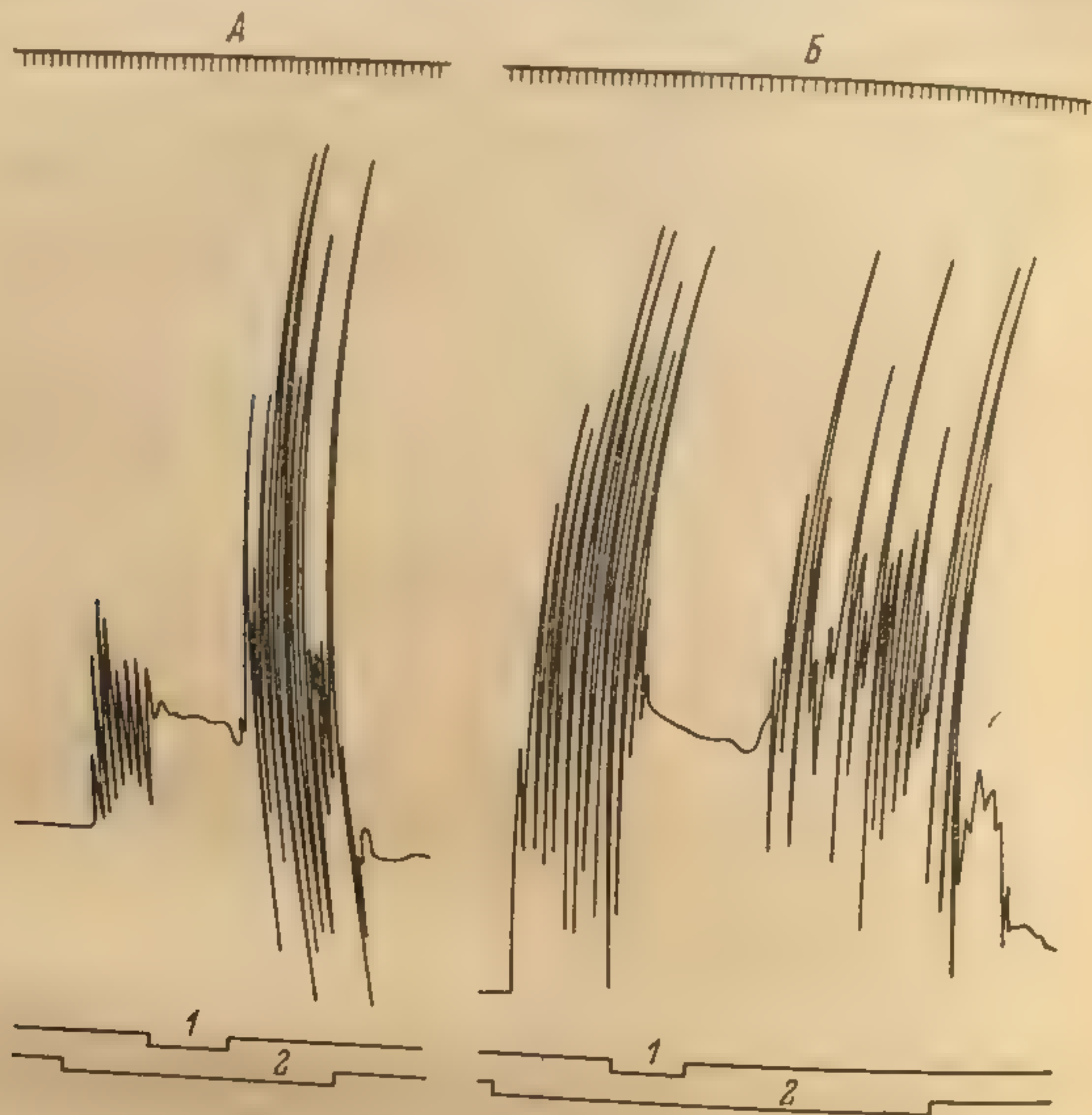


Рис. 52.

А — чесательный рефлекс, прерванный кратковременным сгибательным рефлексом. Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая; линия 1 (понижение ее соответствует времени приложения раздражителя, вызывающего сгибательный рефлекс); линия 2 (понижение ее соответствует приложению раздражителя, вызывающего чесательный рефлекс). Чесательный рефлекс возобновляется с повышенной интенсивностью после прерывания его.
Б — идентичен А, но чесательный рефлекс оказывается прерванным позже и возобновляется более медленно и с отчетливыми нарушениями правильности отдельных компонентов.

переход от данного рефлекса к рефлексу противоположного типа. Слияние в буквальном смысле слова повлекло бы в этом случае не только простую неточность при появлении каждого нового рефлекса, но означало бы взаимное уничтожение двух рефлекторных реакций; неполное взаимное торможение сказалось бы на двух последовательных двигательных актах противоположного характера. Процесс перехода от одного рефлекса к другому, antagonистического характера по отношению к первому, без слияния

двух рефлексов
ординирован
Хотя раз
продолжается
ния обеих
В случае
рефлексов
прервать дру
или же изм
случаях это
ния во вре
жители, отно
все время пр
временно (пр
же взаимоот

Рис. 53. Чес
ный раздраже
про

Сверху вниз: вре
(чесательный ре
время приложен
в противоположн
время приложе

чае других
сгибательны
рефлексом
лексами (пр
Что кас
Флексорный
латорную
рефлекс мо
рефлекс (пр
с другими

Процесс
ного антаго
очевидно, а
шательство
перекрестн
менным ст
первый —
в момент
раздражит
отрезке вр

двух рефлексов подчеркивает в то же время и невозможность координирования их в виде одновременного комплекса.

Хотя раздражение, вызывающее задержанный рефлекс, еще продолжается в то время, когда появляется новый рефлекс, слияния обеих реакций не наблюдается.

В случае сгибательного и чесательного рефлексов один из них может временно прервать другой (рис. 42, 52), оборвать или же изменить его начало. Во всех случаях это происходит без фазы слияния во время перехода, хотя раздражители, относящиеся к обоим рефлексам, все время продолжают действовать одновременно (рис. 42, 50, 51 и др.). И такие же взаимоотношения существуют в слу-

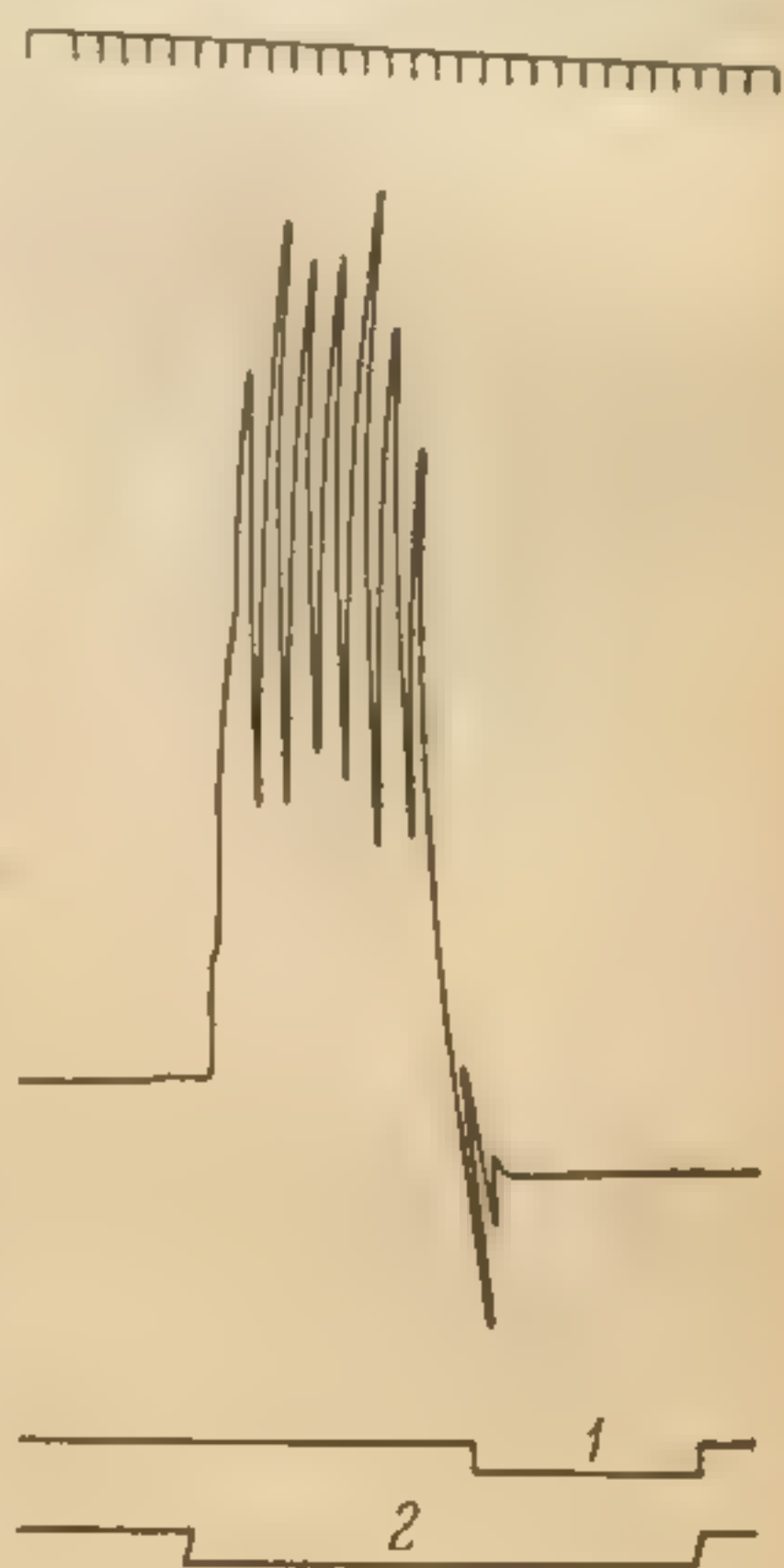


Рис. 53. Чесательный рефлекс резко прерванный раздражением кожи пальца задней ноги противоположной стороны.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая (чесательный рефлекс); линия 1 (понижение ее отмечает время приложения раздражителя к задней ноге противоположной стороны); линия 2 (понижение ее отмечает время приложения раздражителя, вызывающего чесательный рефлекс).

чае других антагонистических рефлексов, например между сгибательным рефлексом и перекрестным разгибательным рефлексом (рис. 30, 32, 33), разгибательным и чесательным рефлексам (рис. 41, 53) и т. д.

Что касается направления интерференции, то оно обратимо. Флексорный рефлекс можно заставить прервать чесательную рефлекторную реакцию (рис. 42) или наоборот (рис. 50). Чесательный рефлекс можно заставить прервать перекрестный шагательный рефлекс (рис. 54), и точно такие же результаты можно получать с другими парами антагонистических рефлексов.

ТОРМОЖЕНИЕ

Процесс, благодаря которому осуществляется переход от одного антагонистического рефлекса к другому, представляет собой, очевидно, активное вмешательство. Во многих случаях это вмешательство проявляется в форме торможения. Например, когда перекрестный разгибательный рефлекс прерывается кратковременным сгибательным рефлексом, осуществляются два перехода: первый — в момент α , от рефлекса E к рефлексу F , второй — в момент β , от рефлекса F обратно к рефлексу E (рис. 33). Хотя в момент β , от рефлекса F обратно к рефлексу E (рис. 33). Хотя раздражители обоих рефлексов находятся в действии на всем отрезке времени от α до β , имеет место отчетливый переход от од-

ного рефлекса к другому. Запись получена с мышцы, разгибающей колено. Сгибательный рефлекс проявляется в торможении рефлекторного сокращения этой мышцы, наступившего под влиянием перекрестного разгибательного рефлекса и тонической экстензорной ригидности, обусловленной децеребрацией животного. Это вызывает сокращение, обусловленное задерживанием этих согласованных рефлексов. В подобном случае переход от экстензорного рефлекса к флексорному возможен, очевидно, благодаря торможению. Точно так же обстоит дело при переходе от флексорного рефлекса к экстензорному, что мы наблюдаем при изучении мышц, сгибающих колено (рис. 32).

Однако для нас остается непонятной природа торможения. В случае, который мы разбираем, торможение локализуется несомненно центрально и, по всей вероятности, как это доказывалось выше, в синапсах. Я неоднократно утверждал, что наиболее существенной частью синапса с физиологической точки зрения является синаптическая мембрана. Поэтому мне представляется, что торможение в подобных случаях, например тех, которые мы рассматриваем, возможно, зависит от изменений функционирования синаптической мембраны, которые вызывают блокаду проведения. Однако, что может представлять собой интимная природа изменений при торможении, мы не знаем.

Взгляды тех авторов, которые авторитетно рассуждали о природе торможения, могут быть приведены здесь как по причине их ценности по существу вопроса, так и в качестве вех на пути исследования в этом направлении. Одним из мнений по вопросу о торможении было то, что торможение обуславливается взаимным погашением двух волнообразных колебаний, воздействующих на одну и ту же точку проводника, находясь, однако, в противоположных фазах, поскольку процесс проведения по нервным волокнам есть процесс волнообразный в том смысле, что нервный импульс распространяется как колебание с интенсивностью, изменяющейся волнообразно.

В таких случаях когда раздражение, осуществляющееся через посредство одного нерва, тормозит проявление активности ткани, на которую воздействует другой нерв, мы можем представить себе процесс, который оставляет ткань без влияния на нее, но просто интерферирует с другим импульсом, как это происходит при взаимном погашении физических колебаний. Теория сопротивления Роланда [30], объясняющая действие афферентных вагусных волокон на дыхательный центр, является гипотезой именно такого рода. Она отрицает изменение общего количества энергии при явлениях торможения какой-либо отдельной функции. Изменения гипотетического сопротивления только распределяют разряды нервного центра по ритмическим характеристикам — слабые и более частые разряды ведут к высвобождению того же количества энергии, как и более сильные, но редкие разряды.

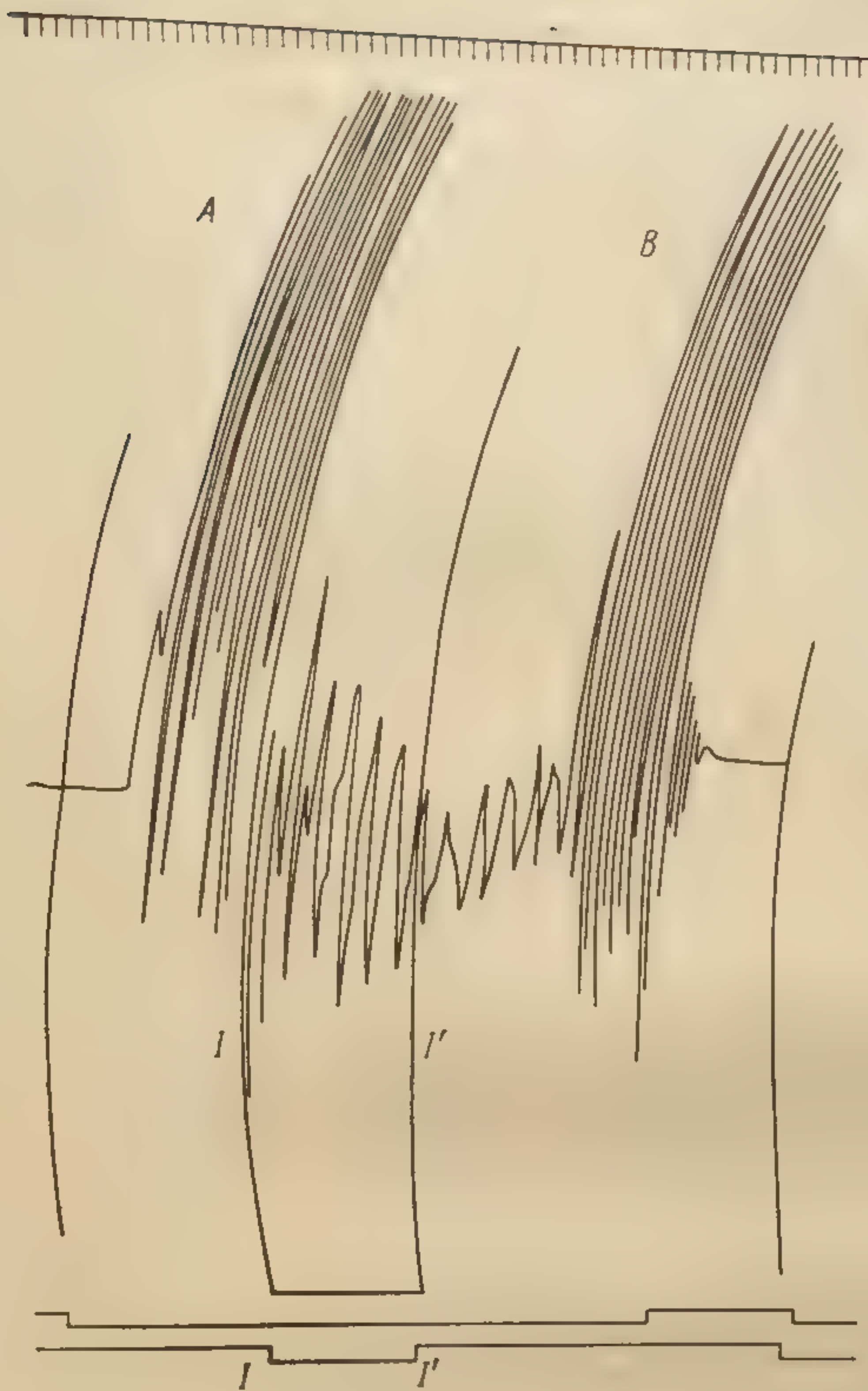


Рис. 54. Чесательный рефлекс, прерванный перекрестным шагательным рефлексом.

Сверху вниз: время, в 0.2 сек.; миографическая кривая (вертикальный штрих A отмечает начало раздражения, вызывающего чесательный рефлекс; вертикальные штрихи I, I' отмечают соответственно начало и окончание действия контралатерального раздражителя, вызывающего перекрестный шагательный рефлекс); верхняя сигнальная линия (понижение ее обозначает начало раздражения для чесательного рефлекса — униполярная фарадизация кожи плеча); нижняя линия (между I и I' было нанесено довольно интенсивное раздражение перекрестной ноги). Торможение длится примерно на 3 сек. дольше, чем длилось второе раздражение. Чесательный рефлекс после этого возобновляется и далее прекращается только после прекращения действия раздражителя, вызывающего этот рефлекс.

Такой взгляд на природу торможения Гаскелл [103] назвал нейтральным. В соответствии с этим торможение оставляет ткань в том же состоянии, в каком находит ее, не истощая и не перегружая ее энергией. Существует определенная и распространенная тенденция усматривать в нервной системе и приписывать процессам торможения, протекающим там, нейтральный характер [103]. Этот взгляд был первоначально высказан Ционом [39] и оставлен им впоследствии, хотя и поддерживался Брэнтоном [107a] и др. Он энергично оспаривался Вундтом [83], основания доводов Вундта убедительны. Суть их в том, что хотя в определенном смысле нервный импульс и можно представлять себе как волнообразный процесс, он вовсе не является таковым в том смысле, как он понимается при трактовке явлений интерференции чисто физической природы. И поэтому именно за счет физической природы этой интерференции и строится аналогия, однако сходство процессов нервного проведения и проведения света и электрических колебаний или звука и т. п. недостаточно для того, чтобы, строго говоря, считать такую аналогию правомерной. Больше того, как мы сейчас увидим, центральное торможение не является нейтральным процессом, по крайней мере в целом ряде случаев оно оставляет рефлекторный центр подготовленным к последующей реакции (последовательная индукция).

Самой удивительной особенностью торможения является то, что оно представляет собой феномен, где агент, который в других случаях возбуждает или усиливает проявления реакции, в данном случае ослабляет или прекращает ее. Активность ткани может быть понижена или прекращена, если в ней вызвать разрушительные изменения, как например полное истощение или как высший предел гибель. Однако нет никаких поводов считать, что торможение ткани когда-либо сопровождается даже минимальным повреждением ее. Напротив, после торможения ткань более предрасположена к повышенной активности.

Мы можем представлять себе, что материал непрерывно продуцируемый тканью, распадаясь, обеспечивает специфическую активность, которая может торможением блокироваться именно на этапах своего распада и, таким образом, накапливаться, так что в конце периода торможения ткань содержит большее количество материала, предназначенного для распада, чем до этого периода. Такая молекулярная перегруппировка приводила бы к понижению активности в данный момент, но и обусловила бы повышение активности впоследствии. В результате имел место эффект отдачи. Как хорошо известно после экспериментов Гаскелла [99a], именно это и имеет место в случае действия вагуса на сердце. Подобный же эффект отдачи отчетливо можно наблюдать во многих случаях торможения в центральной нервной системе [304]. Именно он олицетворяет сходство между центральным и периферическим торможением.

В качестве другого объяснения можно принять изменение химической структуры живого вещества — биоплазмы клетки, служащей ареной, где происходят процессы распада и синтетические процессы. Живая клетка, функционируя, постоянно освобождает энергию и воспроизводит свою сложную структуру из питательных веществ, поступающих в нее. Поэтому жизнь клетки есть непрерывное уравнивание процессов катаболизма и анаболизма. В каждый данный момент один из двух процессов может преобладать в клетке. В момент, когда клетка интенсивно осуществляет какую-то функцию, которая обуславливает превращение внутренней энергии клетки во внешнюю, эта клетка находится в катаболической фазе. В течение последующего относительного отдыха после осуществления этой функции может наступить восстановление потенциальной энергии благодаря ассимиляции; при этом клетка оказывается в анаболической фазе. Катаболизм и активность внешней деятельности, анаболизм и отдых от внешней деятельности, с этой точки зрения, почти синонимы. Однако Геринг, Гаскелл, Фервори и другие учили нас связывать внешние проявления функциональной активности с ассимиляторной (анаболической) фазой. Первый из упомянутых авторов занимался зрительными ощущениями в ассимиляционно-диссимиляционных парах. Ощущение черно-белого объяснялось как результат пары реакций, вызывающих проявления клеточного тропизма в точно противоположных направлениях. Гаскелл объясняет вагусное торможение сердца переходом мышечной клетки в фазу преимущественно анаболическую. Фервори в своей «биогенной» гипотезе привел для этой трофической теории новые доказательства. Во всех этих взглядах трофическая активность клетки принимается в качестве непосредственной почвы, на которой разыгрывается процесс торможения. Тенденция к отдаче или последствию в противоположном направлении с приведенной точки зрения является естественным следствием трофической природы торможения. Поэтому Гаскелл определенно говорит о вагусе как о «трофическом нерве сердца». Геринг [48а, 113] формулировал свои заключения приблизительно так: раздражитель воздействует на автономное трофическое равновесие клетки; он может усилить или ослабить ассимиляцию или диссимиляцию в ней. Как бы раздражитель ни воздействовал на возбуждение клетки, последнее благодаря присущей способности клетки к саморегуляции уменьшается в ответ на действие как этого раздражителя, так и всех раздражителей, вызывающих подобные изменения. Наоборот, возбудимость клетки увеличивается при действии раздражителей, вызывающих противоположный эффект. Согласно всем этим взглядам, торможение в своей внутренней и интимной природе представляет собой трофический процесс.

В последнее время Макдональд [306] выдвинул гипотезу о торможении, которая не основывается на связи его с трофическими

процессами в клетке. Изучая нервные и мышечные волокна, он рассматривает чисто химическую структуру живой клетки и арену действия возбуждения или торможения. Объяснения, которые он предлагает для обоих процессов, следующие.

Изучая роль неорганических солей в функциональной активности нерва, он делает заключение о тесной связи этих солей с протеидами и об их частичном отделении от протеидов как основе нормального возбуждения и покоя. Он принимает, что отношения между солью и белком имеют чисто физический характер. Осевой цилиндр, например, состоит из коллоидного раствора. Эти частицы могут увеличиваться в размерах (до степени видности) под влиянием факторов, определяющих тенденции к коагуляции. На поверхности этих частиц находится значительное количество неорганических солей, связанных с частицей в условиях конденсированного раствора. Увеличение размеров частиц сопровождается уменьшением общей поверхности, отделяющей частицы от растворителя, в котором они находятся. Такое уменьшение поверхности эквивалентно уменьшению сил, ограничивающих движение неорганических солей. Это ведет к освобождению молекул соли и выходу их в окружающий водный раствор. Это высвобождение ранее связанных молекул является причиной изменений осмотического давления, новых процессов диффузии, соответствующих электрических явлений и тем самым явлений возбуждения.

Таким образом, Макдональд рассматривает раздражитель как фактор, обуславливающий коагуляцию. Освобождение неорганических солей, вызванное этим изменением, он рассматривает как существенную характеристику состояния возбуждения. По его мнению, торможение является тем состоянием, когда ионы неорганических солей более энергично захватываются поверхностью коллоидных частиц, чем обычно. Это происходит вследствие уменьшения размеров частиц и увеличения поверхности их соприкосновения с окружающим раствором. Он предполагает, что создание отрицательного электрического заряда является раздражающим фактором, создающим тенденцию к коагуляции со всеми только что перечисленными динамическими последствиями увеличения коллоидных частиц. Таким образом, он считает, что и обратное создание положительного заряда вызывает изменение противоположного характера, когда неорганические соли, до этого момента находившиеся в движении, переходят в статическое состояние покоя.

С первого взгляда представляется неясным, каким образом большее размельчение частиц может в то же время являться и условием большей стабильности, хотя очевидно, что подобная концепция, может быть, объясняет сравнительно большую потенциальную энергию ткани в состоянии торможения. В действительности Макдональд, на мой взгляд, не считает, что дело обстоит

именно так. дению, на ко-
личие между
в процесс на-
буждение) уро-
покоя. Таким
показывающей
из покоящего
шой частью об-
удалена и явл-
возбуждения,
от нормальных
восстановлен-
сравнимое с
и до уровня их
дражения к за-
сходное с явл-
в состоянии пр-
мобильной не-
не наступает.

Представьт
торможения п-
трического за-
ткани не вызо-
перестройке. П-
ткани даст на-
обусловлено с-
ткань не толь-
продолжитель-
потока положи-
следовательно
вательным под-
В возбуж-
в движении на-
прекращается
количество дв-
когда возможн

Эта точка
дований. Она
так как основ-
мощью безуп-
с помощью м-
щегося в знач-
волокон, и па-
как тока под-
рованной бата-
новлены на с-

именно так. Чтобы объяснить этот факт, он обращается к наблюдению, на котором основана вся концепция, и устанавливает различие между количеством неорганической соли, вовлеченной в процесс изменения, которое выше (торможение) или ниже (возбуждение) уровня равновесия изменений в нормальном состоянии покоя. Таким образом, имеется количественная характеристика, показывающая, что количество соли, остающейся после удаления из покоящегося коллоидного раствора, является только небольшой частью общего количества наличной соли. Большая часть уже удалена и является, так сказать, резервом для таких изменений возбуждения, которые ниже уровня покоя. Поэтому изменения от нормальных к гипернормальным и обратно не могут обусловить восстановления распределения соли, в количественном отношении сравнимое с изменениями, происходящими ниже нормальных и до уровня их. С этой точки зрения понятно, что приложение раздражения к заторможенной ткани (хотя оно и вызывает действие, сходное с явлением, лежащим в основе процесса возбуждения) в состоянии привести лишь к подпороговому изменению количества мобильной неорганической соли; при этом видимых проявлений не наступает.

Представьте себе ткань, которая была поставлена в условия торможения посредством приложения к ней положительного электрического заряда. Приложение отрицательного заряда к такой ткани не вызовет видимого эффекта, хотя и поведет к внутренней перестройке. Приложение второго отрицательного заряда к такой ткани даст начало характерному возбуждению, наличие какового обусловлено суммацией. Предположим, с другой стороны, что ткань не только была заторможена, но и удержалась в состоянии продолжительного состояния торможения вследствие постоянного потока положительных зарядов. В этом случае приложение последовательных раздражений привело бы не более как к последовательным подпороговым и потому нерегистрируемым изменениям.

В возбужденной ткани, согласно приведенному взгляду, в движении находится необычное количество солей. Возбуждение прекращается с уменьшением этого превышающего обычное количество движения. Торможение представляет собой состояние, когда возможности свободного движения максимально уменьшены.

Эта точка зрения весьма плодотворна для дальнейших исследований. Она заслуживает самого внимательного рассмотрения, так как основана на изучении физического строения нерва с помощью безупречных электрических методик, на обнаружении с помощью микрохимических тестов Макалома калия, появляющегося в значительном количестве в точках повреждения нервных волокон, и на объяснении возникновения тока повреждения нерва, как тока подобного по своему возникновению току концентрированной батареи [231], концентрации которой могут быть установлены на основании величины тока. Особенности и условия

возникновения торможения весьма полно соответствуют тому пониманию данных явлений, какое проистекает из точки зрения Макдональда.

ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ

Однако, какова бы ни была внутренняя природа торможения, оно представляет собой только одну сторону процессов, связанных с переходом одного антагонистического рефлекса в другой. При переходе от перекрестного разгибательного рефлекса к рефлексу сгибательному торможение предшествующего возбуждения разгибательного нейрона сопровождается возбуждением ранее заторможенного сгибательного нейрона и обратно — при переходе от сгибательного к разгибательному рефлексу. Переход от одной формы реципрокной иннервации к другой, очевидно, предполагает подобные изменения, где бы ни осуществлялся переход от одного рефлекса, одновременно двузначного, к антагонистическому, также одновременно двузначному рефлексу. На одном ряду точек будет наблюдаться торможение, а на другом возбуждение. Поэтому процесс перехода во многих случаях наполовину носит тормозный, наполовину же возбудительный характер. Следовательно, лучше, по-видимому, избегать термина «торможение» для обозначения замещения одного рефлекса другим [30].

Чтобы избежать путаницы, следует, вероятно, ввести обозначение более широкое, которое включало бы в себя как возбуждающий, так и торможение. Термин «интерференция», уже употребленный Вундтом [83] и Чермаком [186] в случае, почти подобном нашему, представляется нам более подходящим. Употребляя это выражение, Вундт ясно оговаривает то обстоятельство, что никакого отношения к области физики, где оно обозначает взаимодействие колебаний световых и звуковых, оно не имеет. В применении к рефлексам термин «интерференция» обозначает всего лишь взаимодействие между антагонистическими рефлексам, т. е. рефлексам, которые не могут объединяться в одновременные комбинации. Эти рефлекс могут объединяться в последовательности, и в этом процессе влияние одного рефлекса заменяет влияние другого рефлекса на общем конечном пути, потенциально принадлежащем каждому из них. Эта замена может иметь место при торможении, наступающем после возбуждения или при возбуждении, сменяющем торможение, или при возбуждении одного характера, следующего за возбуждением другого характера, как в случае, когда за постоянным тоническим сгибанием во время флексорного рефлекса следует ритмическое клоническое сгибание чесательного рефлекса. Во всех этих случаях процесс замещения одной рефлекторной реакции другой реакцией можно обозначить термином «интерференция». Таким образом, мы полу-

чаем достаточно широкий и адекватный термин, охватывающий все явления данного порядка.

Частота, с которой в процессах координирования рефлексов в определенных последовательностях один рефлекс следует за другим, являющимся по отношению к нему антагонистическим, весьма велика. Два важных класса подобной последовательности встречаются особенно часто. Один включает в себя реакции, известные как чередующиеся рефлексy, другой — компенсаторные рефлексy.

Чередующиеся рефлексy очень ясно наблюдаются при циклических сменах направления движения, как например разгибание следует за сгибанием в шагательном рефлексе. Здесь антагонистические рефлексy следуют, чередуясь, один за другим по двум конечным путям. В двигательных нейронах, приводящих в движение колено в шагательном рефлексе, возбуждение и торможение, чередуясь, возникают во флексорных нейронах, в то время как синхронно с этим, торможение и возбуждение поочередно возникают в нейронах, иннервирующих экстензорные мышцы.

Существо чередующегося рефлекса состоит в том, что возбуждение и торможение возникают последовательно в двух (или более) общих конечных путях, которыми в свою очередь завладевают антагонистические рефлексy. В простом ритмическом рефлексе периодическое возбуждение (как и периодически наступающее рефрактерное состояние) все снова и снова продуцируется в рефлекторной дуге через ритмичные интервалы времени. Всякий чередующийся рефлекс поэтому есть рефлекс ритмичный, но не всякий ритмичный рефлекс — рефлекс чередующийся. Движения конечности позвоночного животного в процессе локомоции представляют собой случаи чередующихся рефлексов. Возможно, что движения хвоста во время плавания у рыб являются примером того же, хотя они и не исследовались в отношении своего рефлекторного состава. Чередующиеся рефлексy представляют собой отличный объект для исследования реципрокной иннервации мышц-антагонистов.

Мак-Дугалл иллюстрирует свою точку зрения на роль центрального процесса в реципрокной иннервации примерами чередующихся рефлексов. Его схема служит также объяснением перехода одного антагонистического рефлекса в другой. Основанная непосредственно на динамике зрительного образа, она принимается Мак-Дугаллом специально к случаю реципрокной иннервации антагонистических мышц.

«Представим себе, — пишет он [262], — каждую дугу в простом схематическом виде как цепочку из трех нейронов — афферентного (a_1), центрального (a_2) и эфферентного (a_3) и назовем их a_1 , a_2 , и a_3 и b_1 , b_2 и b_3 в двух дугах» (рис. 55). Если к афферентному нейрону дуги a приложено сильное раздражение, он быстро генерирует нейрин, так что очень быстро становится заряженным,

и сопротивление синапса a_1-a_2 понижается, пока целая последовательность разрядов проходит от a_1 к a_2 и от a_2 к a_3 . Вопрос в том, чтобы представить себе такой тип связи между дугой a и дугой b , который заставит дугу a во время раздражения отводить от афферентных и центральных нейронов дуги b меньшее количество нейрина, продуцируемого в них. Некоторые формы такой связи можно себе представить, однако, я думаю, что она проявляется в форме коллатерального волокна, исходящего из нейрона b_2 и вместе с аксоном a_2 образующего синапс a_3 . Каким бы ни было точное строение этого синапса, можно считать, что при понижении его сопротивления в момент раздражения a и последующего заряжения a_2 коллатераль b_2 , образующая

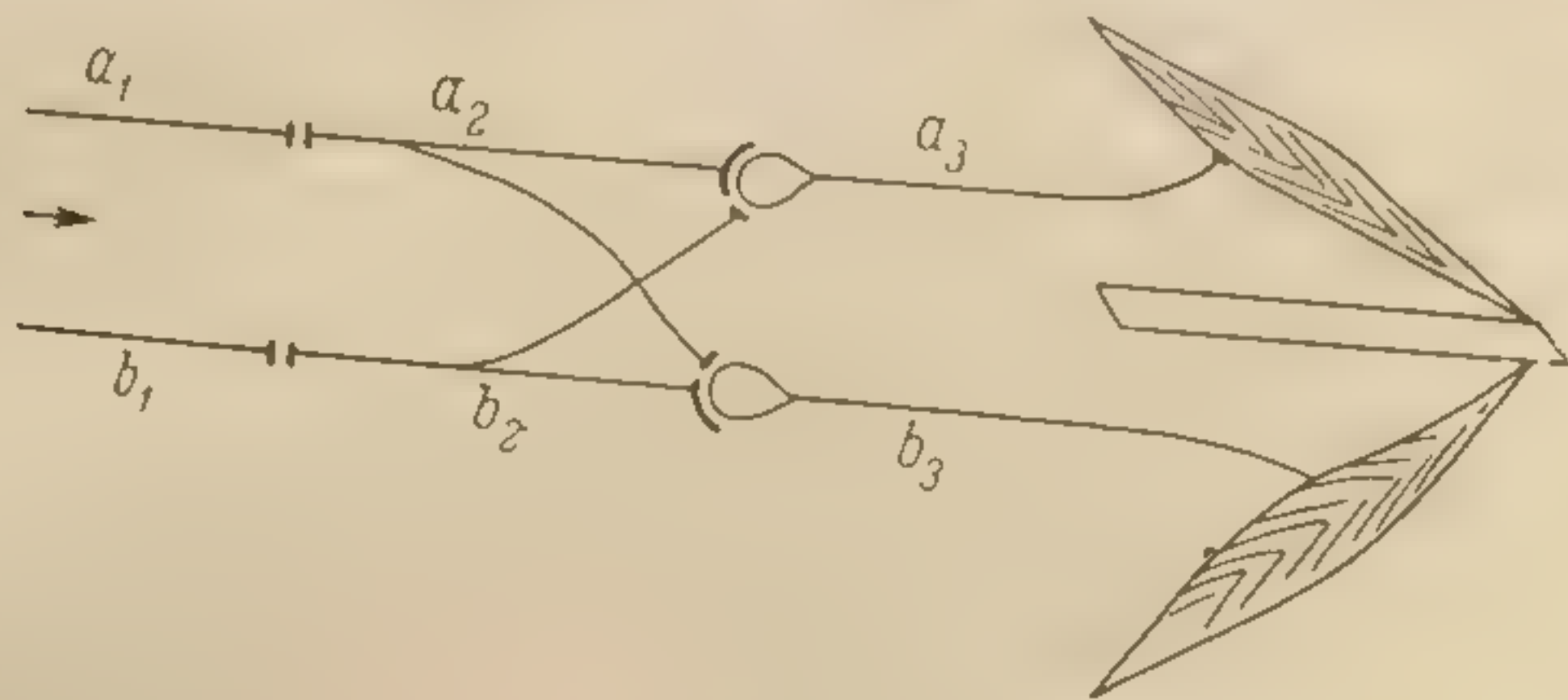


Рис. 55.
Объяснения в тексте.

связь с a_3 через посредство этого синапса, становится путем наименьшего сопротивления для ухода нейрина из b_1 и b_2 . Таким образом, эти нейроны дренируются a_3 , в то время как b_3 вовсе прекращает принимать нейрин из b_2 и тонус группы мышц, снабжаемой через этот нейрон, исчезает. . . Подобным же образом при раздражении и a и b , но более интенсивном для одного из них, дуга, раздражаемая сильно, будет дренировать афферентные и центральные нейроны дуги, раздражаемой менее сильно, поскольку сопротивление синапсов первой из двух дуг окажется пониженным в большей мере, чем сопротивление синапсов второй дуги».

Эта схема соответствует большому числу наблюдений над реципрокным торможением. Таким образом, в реципрокной иннервации, как это следует из самого названия, торможение в одной части появляется всегда как отрицательный аспект положительного возбуждения другой части.

К чередующимся рефлексам, которые известны как спинальные реакции, Мак-Дугалл применяет свою схему следующим образом: «Следует предположить, что проводимость коллатеральной связи дуги a (к которой прикладывается наше раздражение) с нейроном b_3 только немного ниже проводимости ее прямой связи с a_3 . Когда нейрон a подвергается длительному раздраже-

нию, дуга (т. е. зато после этого несколько b_2-b_3 , ког в b_3 , а a_3 Е заряды аф до поры, п синапса и

Значите заменит л в этой сх при дейт где без пр ние, подтве преимущес ферентной) раздражен в возбужде рефлекс, увеличивае рефлекс; антагонист и происхо и при суд поясняет т к истощен характер п обусловлен судорожно

Далее, в процессе нервы вызв колена, в сл (т. е. экстен и отчетливо тыми (т. е. э активности) подтверждае было извест лирована. П для объясне опытах Икс

Однако о представляе что отклонен жение, не в

нию, дуга в первую очередь разрядится в a_3 и дренирует b_1 и b_2 (т. е. затормозит b_3), пока через небольшой промежуток времени после этого утомление не заставит сопротивление синапса $a_2 - a_3$ несколько повыситься по сравнению с сопротивлением синапса $b_2 - b_3$, когда a_2 будет уже разряжаться посредством b_2 полностью в b_3 , а a_3 в свою очередь окажется заторможенным. Таким образом, заряды афферентных нейронов обеих дуг будут разряжены в b_3 до поры, пока утомление не приведет к повышению сопротивления синапса на b_3 .

Значительная роль интенсивности реакции в определении того, заменит ли или не заменит одна реакция другую, отражается в этой схеме весьма отчетливо. Равным образом возбуждение при действии стрихнина [304] и тетанотоксина в том синапсе, где без применения таковых, как правило, наблюдается торможение, подтверждает эту точку зрения. Если эти агенты (стрихнин, преимущественно с афферентной стороны, тетанотоксин — с афферентной) понижают сопротивление в синапсе $a_2 - b_3$, то при раздражении a_1 будет иметь место превращение торможения b_3 в возбуждение, как это бывает во второй фазе чередующегося рефлекса, однако сопротивление в синапсе $a_2 - a_3$ при этом не увеличивается, как это происходит во второй фазе чередующегося рефлекса; a_3 окажется также возбужденным как обычно, и обе антагонистические мышцы сократятся, что, как я показал, с ними и происходит в действительности при стрихнинных рефлексах и при судорогах вследствие стрихнинного отравления. Схема поясняет также, что этот двойной разряд, или утечка, приводит к истощению в центральных дугах. И действительно, фазный характер приступов при стрихнинном отравлении, по-видимому, обусловлен быстрым истощением, наступающим после каждого судорожного разряда.

Далее, в работах с тетанотоксином я [304] нередко видел в процессе постепенного развития заболевания, как афферентные нервы вызвали легкое рефлекторное торможение экстензоров колена, в случае, если исходное положение его было разгибанием (т. е. экстензорная дуга была в состоянии высокой активности), и отчетливое возбуждение экстензоров, если колени были разогнутыми (т. е. экстензорная дуга находилась в состоянии пониженной активности). Действие стрихнина и тетанотоксина, по-видимому, подтверждает точку зрения Мак-Дугалла, хотя действие их не было известно в то время, когда эта точка зрения была сформулирована. Принцип Мак-Дугалла, по-видимому, применим также для объяснения некоторых результатов, полученных в интересных опытах Иксюлля на беспозвоночных.

Однако одно положение приведенной концепции Мак-Дугалла представляется мне трудно объяснимым. Это то обстоятельство, что отклонение влияния a_1 через a_2 от a_3 , которое вызывает торможение, не выясняет причины повышенной активности (последо-

вательной индукции) как следствия торможения. II, на мой взгляд, большим минусом приведенной выше точки зрения (во всяком случае в ее настоящем виде) является то, что она скорее отрывает то центральное нервное торможение, примером проявления которого я считаю и реципрокную иннервацию антагонистических мышц, от других форм наблюдавшегося на периферии торможения, как например на сердце, кровеносных сосудах и внутренних органах, чем увязывает его с этими формами. Мне представляется невероятным, чтобы по своей внутренней природе все формы торможения могли бы представлять собой что-либо иное, чем один и тот же процесс.

Другим классом последовательностей антагонистических рефлексов являются компенсаторные рефлексy. Компенсаторный рефлекс наблюдается в случае, когда рефлекс представляет собой возвращение к стадии рефлекторного равновесия, нарушенного другим промежуточным рефлексом, по отношению к которому компенсаторный рефлекс является диаметрально противоположным. Некоторые компенсаторные рефлексy вызываются пассивными движениями, другие — движениями активными. Именно последние и будут рассмотрены здесь. Многие рефлекторные движения являются промежуточными реакциями, внедряющимися в состояние нервного равновесия, которое само по своей природе является рефлекторным. Возьмем случай флексорного рефлекса на ноге (спинальная собака), вызванного коротким раздражением во время децеребрационной ригидности, когда животное можно рассматривать как бульбо-спинальную машину. Пусть животное будет подвешено в горизонтальном положении и конечности его свободно свисают. При этом конечности оказываются слегка и активно разогнутыми, больше, чем если бы животное самостоятельно стояло. Легкое разгибание — активно, так как оно рефлекторно, и периферический источник поддерживаемого рефлекторного положения можно проследить: это дуги, возникающие в разгибательных мышцах, возможно действующие совместно с некоторыми дугами лабиринта. Животное дышит спокойно и ровно. Его скелетная мускулатура не производит движений, хотя рефлекторная активность ее значительна и не прекращается ни на минуту, что видно из постоянства состояния рефлекторного разгибания конечностей. Если теперь произвести кратковременное раздражение лапы и таким образом вызвать сгибательный рефлекс конечности, последняя отдергивается, сгибаясь в бедре, колене и стопе. Движение кратковременно: отдернувшись, конечность возвращается в свое прежнее положение свисания. Часто не представляет труда заметить, что прежнее положение, вновь принятое конечностью, представляет собою более выраженное разгибание, чем до нанесения промежуточного раздражения или сгибания. Также нетрудно заметить, что когда конечность

занимает
собой не п
возвращен
жения. С
эффект пр
менно с

Однако
что в дейс
место акти
нию. Таки
ние, не тол
этого сгиба
рефлекс (п
начально в
нарушил
рефлекс (р
тому и дру
вает после
обеспечива
будучи дос
через опред
весия. Весь
концов ока
ный рефле
чинающимс
окончаниях
лексy особ
щихся в л
Леб, Лион
животного
лен прежде
ринтными

Среди а
в осуществ
видимому,
разгибающ
конца этого
и тормозит
сгибательн
немедленно
(последоват
отчетливо.

Эти при
было сказа
средственно
чинающими
пример, к

занимает первоначальное положение, разгибание представляет собой не пассивное опускание только в силу тяжести, но является возвращением в прежнее положение вследствие активного движения. Создается впечатление, что в этом случае рефлекторный эффект промежуточного раздражения сам прерывается одновременно с прекращением промежуточного рефлекса (сгибание).

Однако более внимательное рассмотрение явления показывает, что в действительности дело обстоит не так. На самом деле имеет место активное рефлекторное возвращение к прежнему положению. Таким образом, раздражение, нарушившее исходное состояние, не только вызвало сгибательный рефлекс, но, как следствие этого сгибания, вызвало еще и антагонистический рефлекс. Этот рефлекс (разгибание) сопряжен с рефлексом, который первоначально владел рецептивным полем. Когда сгибательный рефлекс нарушил нервное равновесие, он лишил и противоположный рефлекс (разгибание) соответствующего конечного пути, общего тому и другому. Иными словами, его собственная реакция вызывает последующий рефлекс, антагонистический первому, и это обеспечивает восстановление первоначального положения, которое, будучи достигнуто в данных условиях (сила тяжести и др.), через определенное время соответствует условиям первого равновесия. Весь процесс нарушения промежуточных рефлексов в конце концов оканчивается компенсаторным рефлексом. Компенсаторный рефлекс в данном случае можно, по-видимому, считать начинающимся в первую очередь в проприоцептивных афферентных окончаниях мышц, суставов и т. д. Однако компенсаторные рефлексы особенно выражены в рефлекторных реакциях, начинающихся в лабиринтных афферентных окончаниях (Эвальд, Ли, Леб, Лион, Мускенс, Нагель и др.), и у децеребрированного животного такой компенсаторный рефлекс на конечности обусловлен прежде всего мышечными афферентами конечностей и лабиринтными афферентами, функционирующими совместно.

Среди афферентных нервов, играющих существенную роль в осуществлении этого компенсаторного рефлекса, следует, по-видимому, выделить прежде всего нерв мышцы *vasto-crureus*, разгибающей колено. Электрическое раздражение центрального конца этого нерва вызывает сокращение флексоров бедра и колена и тормозит сокращение *m. vasto-crureus*. Тем самым он усиливает сгибательный рефлекс, однако раздражение его, будучи прервано, немедленно сопровождается сокращением экстензоров. Отдача (последовательная индукция) наблюдается при этом особенно отчетливо.

Эти примеры являются дальнейшей иллюстрацией того, что было сказано в отношении тесной связи (вторичного, а не непосредственного характера) между рефлекторными реакциями, начинающимися с рецепторов экстероцептивной поверхности (например, кожа), и рефлексами, начинающимися с рецепторов

глубокого, т. е. проприоцептивного поля. Но в приведенных выше примерах проприоцептивный рефлекс, который начинается как вторичная реакция, вследствие предшествовавшего экстероцептивного рефлекса является по отношению к последнему рефлексом антагонистическим. Оба рефлекса находятся в антагонистических отношениях. Вторичная связь, которая, как это установлено выше, существует обычно между некоторыми экстероцептивными и проприоцептивными парами рефлексов, частью — их, частью образует пары из сопряженных рефлексов, частью — другие пары из антагонистических рефлексов. В первом случае парность параллельная, во втором — последовательная. Проприоцептивные рефлексы могут в свою очередь оказаться в антагонистических парах. Примером того служит рефлексорное сокращение подколенных мышц, которое в отдельных случаях несомненно наступает в ответ на раздражение центрального конца нерва экстензора колена (сначала я был склонен приписывать это забрасыванию тока, но убедился, что в отдельных случаях это — истинная рефлексорная реакция). Другой пример сказанному представляет собой интересный случай экспериментального рефлекса Миславского и Бальони, вызываемого с афферентных волокон диафрагмального нерва.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ

Формирование общего пути из отдельных составляющих и конвергирующих афферентных дуг существенно, так как именно эти последние образуют механизм координации. При этом доминантное действие одной афферентной дуги или совокупность сопряженных дуг в общем доминировании является объектом подавления другой афферентной дугой или совокупностью дуг, причем подавление это в нормальных условиях осуществляется без промежуточного слияния. Какова бы ни была природа физиологического процесса, лежащего в основе «соревнования» рефлексов за господство над общим путем, исход этого соревнования, а именно определение, какая из борющихся дуг будет какое-то время господствовать на общем пути, в значительной мере обуславливается четырьмя факторами. Это — спинальная индукция [304], относительная интенсивность раздражения, относительное утомление и функциональная специфичность рефлекса.

СПИНАЛЬНАЯ ИНДУКЦИЯ

Первый из этих факторов встречается в двух формах, одна из которых уже была рассмотрена, а именно параллельная индукция. Это форма проторения. Раздражение, которое вызывает рефлекс благодаря распространению процесса, стремится облегчить и понизить порог для рефлексов, сопряженных с тем, который



Рис. 56. После на задней кон

Сверху вниз: сигнал ударов тока, который из ударности, раздражения рефлекса; в конечности, состоя в течение 55 секунд сгибательности (последовательности) перекрестных рефлекса Е, вызыва

дугами закрывшийся к сопряженному, сильному, и не продол. Другую мином «последовательности» В периферии действует послед. То же имеет

вызван именно этим раздражением. Конstellация рефлексов стремится образоваться таким образом, чтобы рефлекс усиливали друг друга, и один рефлекс поддерживался сопряженными и дополняющими рефlekсами или (если раздражитель перемещается) сопряженные дуги благодаря индукции оказывались подготовленными отвечать на действие этого раздражителя.

Одновременная индукция осуществляется только между сопряженными рефlekсами. Ее тенденция в борьбе между афферентными

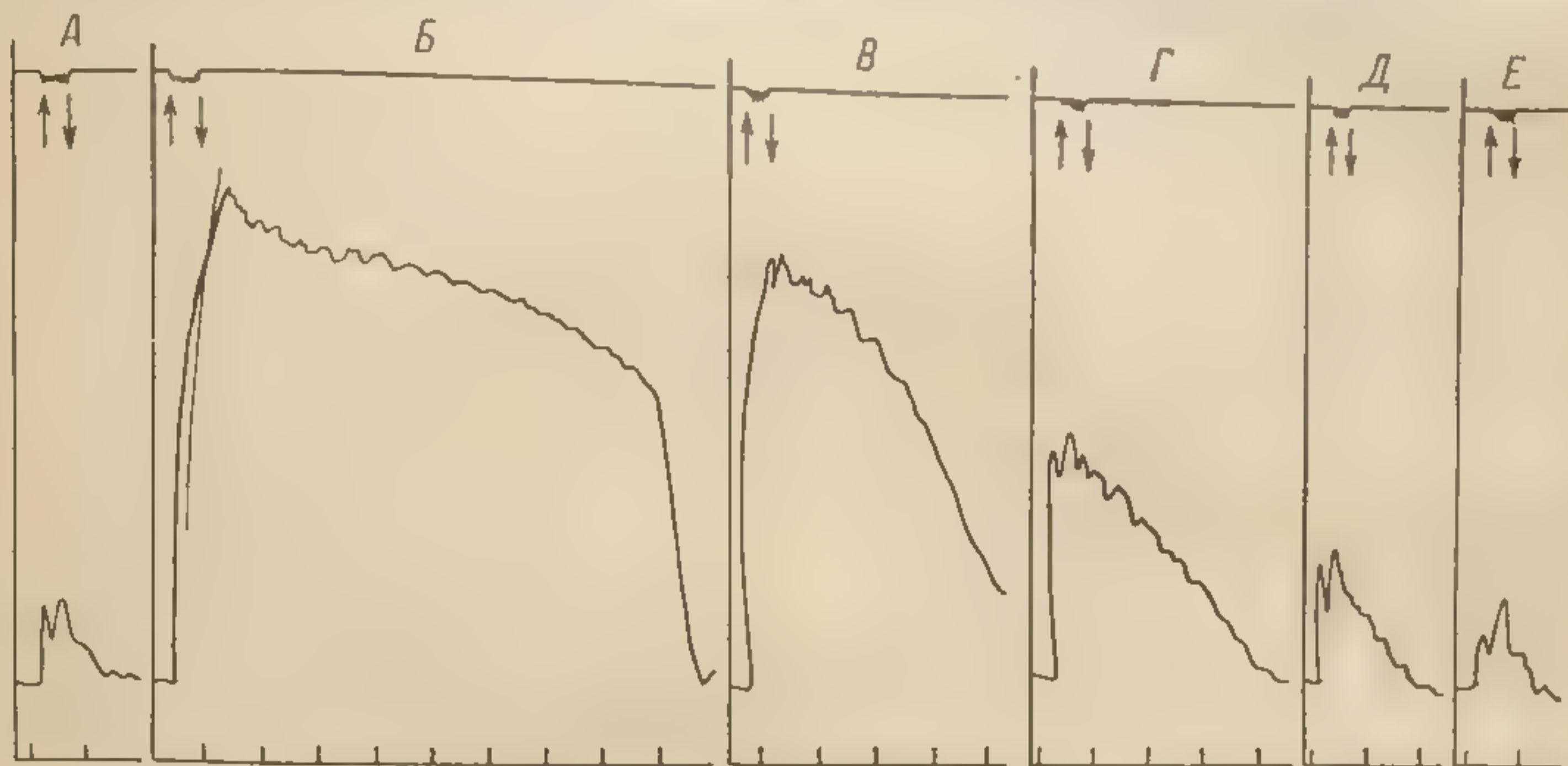


Рис. 56. Последовательная индукция. Перекрестный разгибательный рефлекс на задней конечности (собака), усиленный предшествовавшим сгибательным рефлексом.

Сверху вниз: сигнальная линия (между стрелками — кратковременные серии коротких ударов тока, которые наносились униполярно на кожу пальца противоположной лапы, каждый из ударов вызывает перекрестный разгибательный рефлекс небольшой интенсивности, раздражения были слабыми); миографическая кривая перекрестного разгибательного рефлекса; время, в 1 сек. Между А и Б вызывался сильный сгибательный рефлекс конечности, соответствующий перекрестному экстензорному рефлексу, и поддерживался в течение 55 сек. Последующий перекрестный разгибательный рефлекс В после «вставленного» сгибательного рефлекса обнаруживает отчетливое увеличение амплитуды и длительности (последствие). Это увеличение постепенно снижается, но заметно еще на трех перекрестных рефlekсах В, Г и Д, полученных с интервалами в 1 мин. Величина рефлекса Е, вызванного через 5 мин. после «вставленного» сгибательного рефлекса, свидетельствует уже об исчезновении увеличения.

дугами заключается в том, чтобы подкрепить только что установившийся рефлекс или способствовать возможному переходу к сопряженному рефлексу. Одновременная индукция, по-видимому, сильнее всего проявляется в начальной стадии рефлекса и не продолжается долго.

Другую форму спинальной индукции можно обозначить термином «последовательная индукция». В некоторых отношениях она противоположна параллельной индукции [304].

В периферическом торможении, которое хорошо иллюстрируется действием вагуса на сердце, за тормозным эффектом следует последствие, противоположное тормозному (Гаскелл). То же имеет место в различных случаях реципрокного торможения

спинальных центров. Таким образом, если перекрестный разгибательный рефлекс конечности спинальной собаки вызывается через одинаковые промежутки времени, например один раз в минуту, путем точно нанесенного электрического раздражения определенной интенсивности и длительности, ответные рефлекторные движения всякий раз повторяются с большим постоянством.

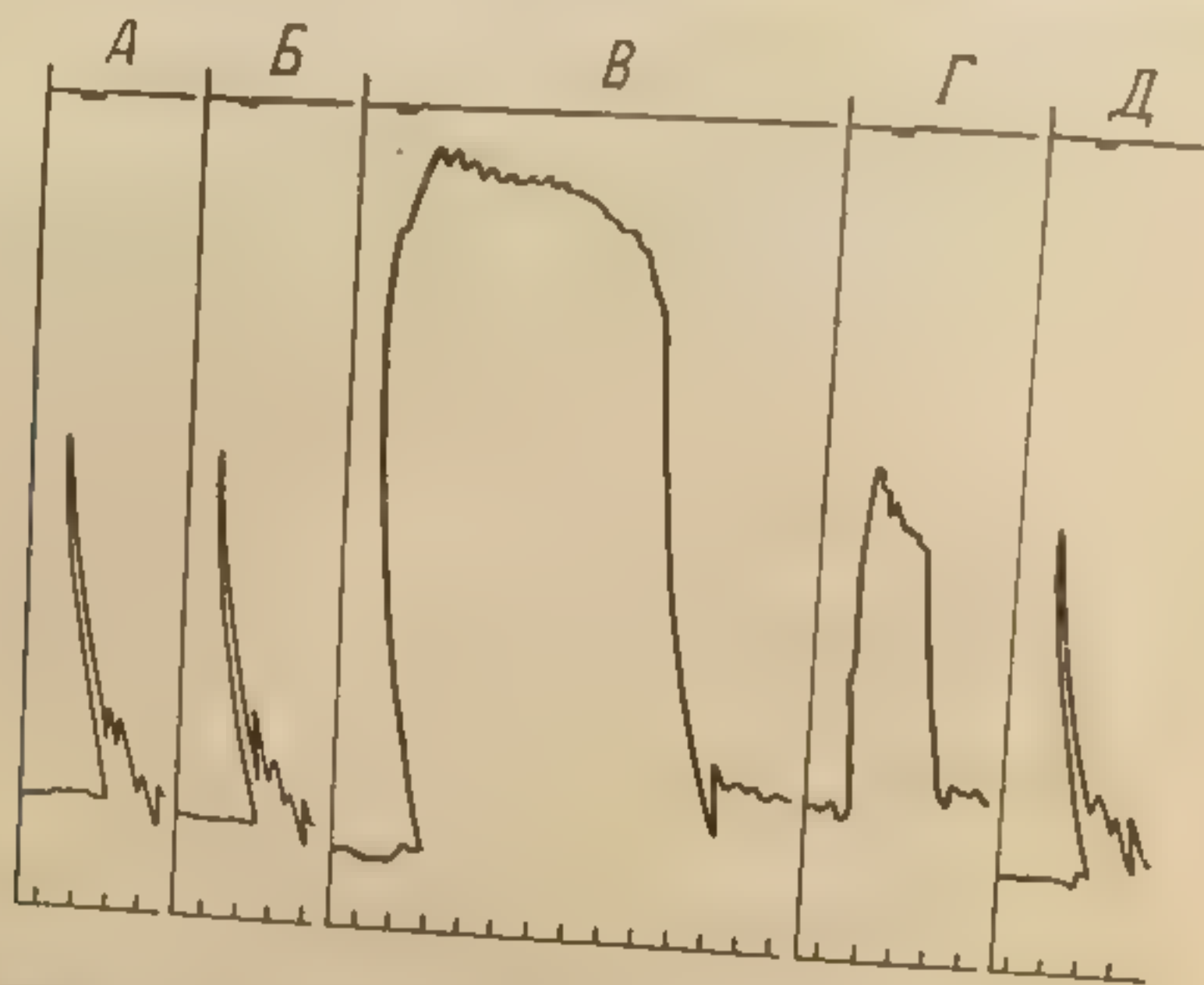


Рис. 57. Последовательная индукция. Перекрестный разгибательный рефлекс, усиленный предшествующим флексорным рефлексом.

Сверху вниз: сигнальная линия (короткие удары тока, когда каждое раздражение вызывает перекрестный разгибательный рефлекс); миографическая кривая (перекрестный разгибательный рефлекс, регулярно вызываемый 11 короткими ударами тока — униполярное раздражение кожи противоположной лапы с интервалами в 1 мин.; как раздражение, так и рефлекс были слабыми); время, в сек. Интервалы между А, Б, В, Г и Д составляли 1 мин. В интервале между Б и В был вызван сильный сгибательный рефлекс конечности, отразившийся на перекрестном разгибательном рефлекс; он поддерживался в течение 45 сек. Последующий разгибательный рефлекс В оказался увеличенным. Это увеличение, хотя и в меньшей степени, отмечается и в последующем перекрестном рефлекс Г. На Д минуту спустя увеличения уже не видно.

характера, амплитуды и длительности движения. Если в один из интервалов вызвать сильный и продолжительный (например, 30 сек.) сгибательный рефлекс конечности, которая осуществляет разгибательное рефлекторное движение, последний рефлекс окажется усиленным после промежуточного сгибательного рефлекса [304]. «Вставляющийся» сгибательный рефлекс понижает порог последующих разгибательных рефлексов и особенно усиливает их последствие (рис. 56, 57). Этот эффект может, постепенно уменьшаясь, продолжаться 4—5 мин., если испытывать его при помощи экстензорных рефлексов в течение ряда последо-

вательных ин
осуществления
зывались зато
ном случае э
зальтации.

Явление эт
тельного контр
аналогичную
категорию, ан
реципрокная с
в качестве св
когда белый
ного раздраж
ствие — оощ
(«световой дво
ного своего эк
спинального р

Последейст
пать с такой
жения, поддер
дается спонт
Таким образом
сивен и прод
его раздражен
ным разгибан
животное леж
ностью, т. е. в
разгибательн
спинальным
спинальной
но-видимому,
во флексорно
держивается
рефлекс част
времени внеза
Поэтому могло
рефлекторной
ного разгибат
жение прокси
ных мышц ко
по моим данн
дается сокра
В качестве
жения, могут
ваемый рефле
в чередующи
которые наст

вательных интервалов. Теперь, как мы уже видели, в процессе осуществления сгибательного рефлекса экстензорные дуги оказывались заторможенными. После флексорного рефлекса в данном случае экстензорные дуги находятся, очевидно, в фазе экзальтации.

Явление это оказывается вполне аналогичным явлению зрительного контраста, если яркость рассматривать как категорию, аналогичную активности спинального разряда, а темноту как категорию, аналогичную отсутствию спинального разряда. Эта реципрокная спинальная реакция в упомянутом примере имеет в качестве своего близкого аналога широко известный опыт, когда белый диск, использованный в качестве продолжительного раздражения, оставляет после себя зрительное последствие — ощущение серого пятна, окруженного ярким кольцом («световой дворик» Геринга). Яркое кольцо в качестве спинального своего эквивалента имеет разряд, поступающий из соседнего спинального реципрокно-коррелированного центра.

Последствие последовательной экзальтации может наступать с такой интенсивностью, что простое прекращение раздражения, поддерживающего один рефлекс, немедленно сопровождается спонтанным появлением антагонистического рефлекса. Таким образом, флексорный рефлекс, если он достаточно интенсивен и продолжителен, тотчас после прекращения вызвавшего его раздражения может сопровождаться спонтанным рефлекторным разгибанием, и это происходит даже и в том случае, если животное лежит на боку с горизонтально расположенной конечностью, т. е. в положении, которое не способствует тонизированию разгибательных мышц. Подобный спонтанный рефлекс является спинальным аналогом зрительного «светового дворика». К этой спинальной индукции, как может быть названо это явление, по-видимому, близко стоит феномен, обычно встречающийся во флексорном рефлексе высокой интенсивности, если он поддерживается очень длительным раздражением. Этот флексорный рефлекс часто перекрывается через неправильные интервалы времени внезапными разгибательными движениями (рис. 44, 60). Поэтому могло бы показаться, что какой-то процесс во флексорной рефлекторной реакции ведет к экзальтации дуг противоположного разгибательного рефлекса. При этом электрическое раздражение проксимального конца перерезанного нерва разгибательных мышц колена (кошкка), хотя непосредственно и не вызывает, по моим данным, сокращения разгибателей колена, но сопровождается сокращением их тотчас после его прекращения.

В качестве примеров экзальтации, наступающей после торможения, могут служить также следующие факты [304]. Так называемый рефлекс отсчета времени у спинальной собаки заключается в чередующихся шагательных движениях задних конечностей, которые наступают, если держать животное так, чтобы его ко-

нечности свободно свисали вниз. Движение может быть заторможено раздражением кожи хвоста. При прекращении этого раздражения шагательные движения возобновляются в усиленной форме и в более быстром, чем до остановки, темпе (рис. 58). Главным образом увеличивается амплитуда движения, хотя я наблюдал также и учащение ритма на 30%.

Это последующее усиление деятельности можно получить двумя способами. Оно может быть обусловлено просто отды-

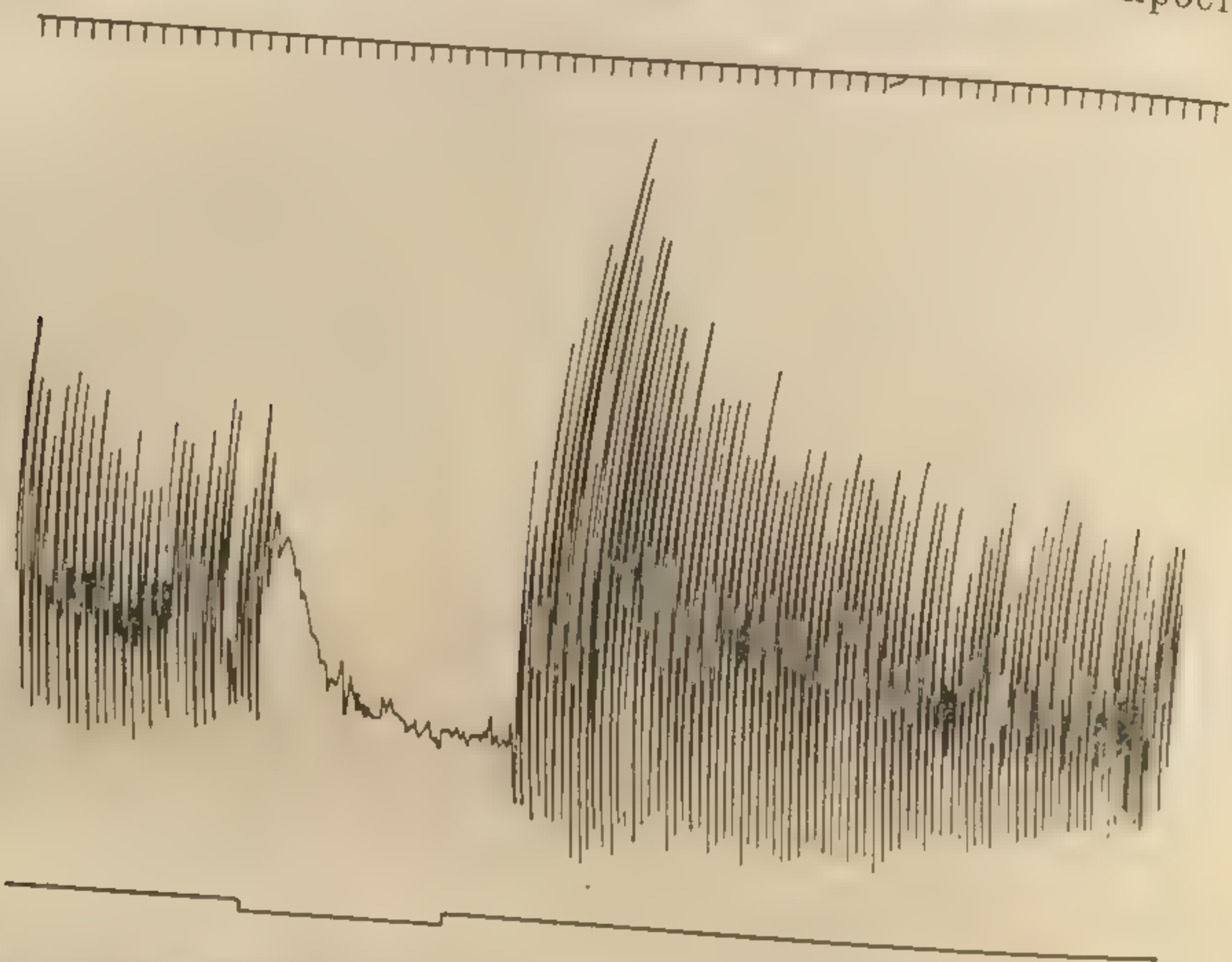


Рис. 58. Рефлекс отсчета времени, задержанный торможением.

Сверху вниз: время, в 1 сек.; многографическая кривая (запись движения конечности спинальной собаки, движение кривой вверх соответствует сгибанию); сигнальная линия (понижение ее указывает время раздражения хвоста, что приводит к перерыву рефлекса отсчета времени, эта остановка сопровождается после прекращения тормозящего раздражения увеличением амплитуды и некоторым ускорением движений).

хом рефлекторного центра, что обеспечивает последующее усиление его реакции. Однако последующего периода увеличения рефлексов не происходит после такого же периода отдыха, обеспечиваемого простым поддерживанием одной из конечностей, что ведет к прекращению рефлекса в обеих вследствие раздражения сгибателей бедра под действием силы тяжести (рис. 59).

Последовательное увеличение рефлекса можно объяснить и иначе, а именно тем, что за торможением следует состояние повышенной активности. По-видимому, именно так и обстоит дело в действительности. Последовательное усиление рефлексов имеет место даже если обе задние конечности пассивно приподнять в продолжение всего времени тормозящего раздражения, наносимого на хвост. Именно подавление торможения, а не только

освобождение от возбуждающего раздражения, вызывает последующее состояние повышенной активности. Рефлекторное торможение разгибателя колена вследствие раздражения центрального конца его собственного нерва наблюдается особенно отчетливо в виде перехода к повышенной активности самой разгибающей мышцы.

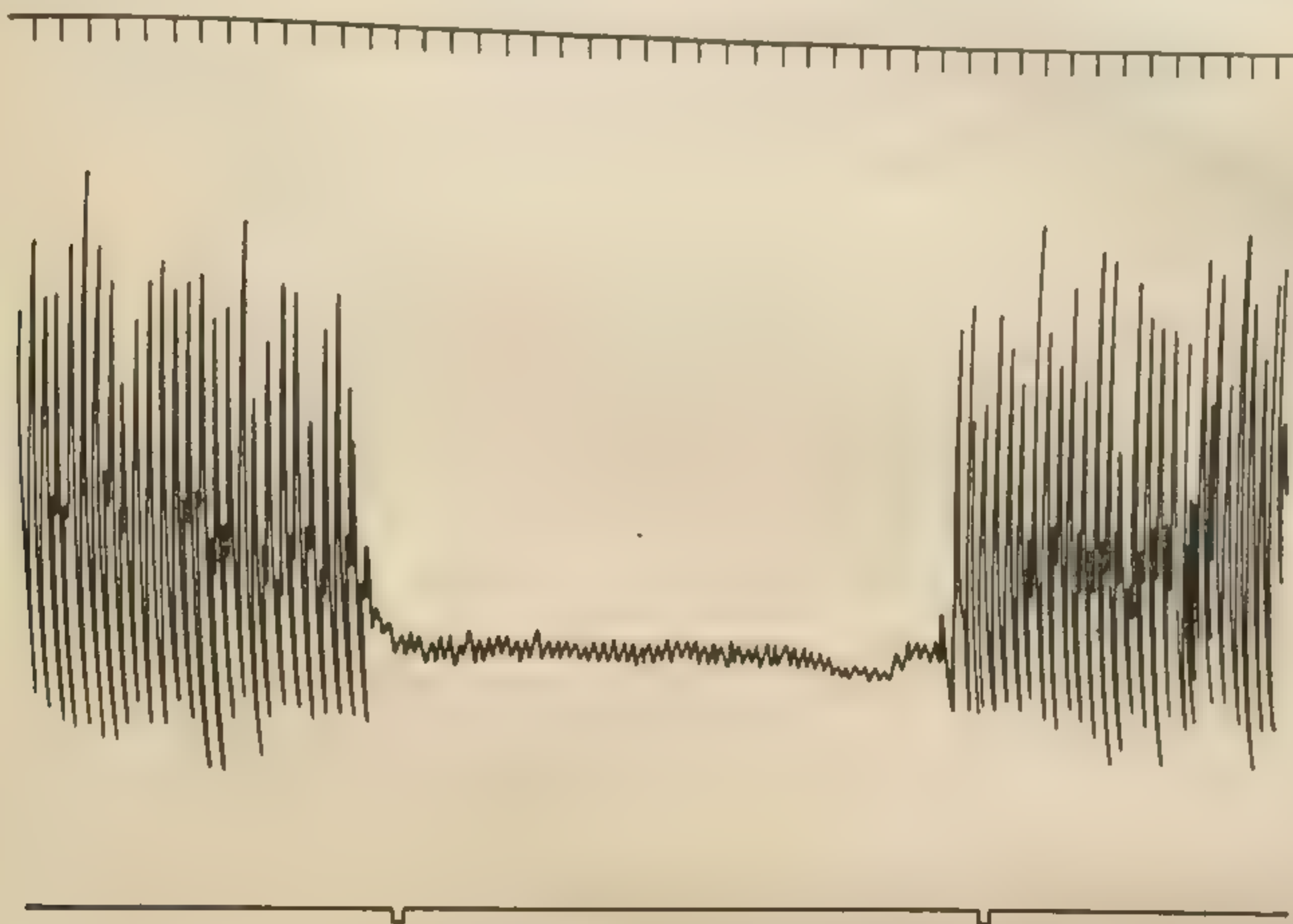


Рис. 59. Рефлекс отсчета времени, остановленный благодаря удалению возбуждающего раздражения.

Сверху вниз: время, в 1 сек.; миографическая кривая (регистрация движения конечности спинальной собаки; движения кривой вверх соответствуют сгибанию); сигнальная линия (в период между двумя отметками рефлекс прерывался путем поднимания соседней конечности до уровня конечности, движения которой регистрируются; когда поддержание ноги прекращалось и она свисала снова, рефлекс возобновлялся снова, однако величина его не превышала прежней величины).

Далее, коленный рефлекс, после того как он был заторможен раздражением подколенного нерва, возобновляется и оказывается более резким, чем до торможения (рис. 29).

Поэтому, при помощи спинального контрастирования разгибательный рефлекс может вызывать сгибательный рефлекс. Наоборот, сгибательный рефлекс вызывает рефлекс разгибания. Этот процесс может пониматься как процесс, играющий определенную роль в объединении рефлексов в координированные цепи последовательных реакций [304]. Пусть рефлекторная дуга *A* в состоянии активности временно подавляет активность противоположной по характеру дуги *B*. Так как в результате этого в дуге *B* устанавливается фаза большей возбудимости и способности к разряду, то это предрасполагает спинальный нервный орган

к последующему рефлексу, противоположному по характеру первой реакции, но непосредственно следующему за ней. В другом месте [183] я указывал на своеобразную роль, которую играют чередующиеся рефлексy в длительно протекающих спинальных реакциях. Существенно, что обычно они без труда прерываются простым механическим вмешательством другого альтернирующего движения. Создается впечатление, что каждый этап рефлекторного движения имеет тенденцию посредством спинальной индукции возбуждать последующий этап цепи двигательных актов.

Многие рефлекторные движения конечности, которые могут быть изучены на спинальной собаке, носят характер адаптации к локомоции. Это в последнее время было показано с исключительной ясностью в наблюдениях Филиппсона [309]. Описывая экстензорный толчок конечности, я в свое время обращал внимание на значение его для локомоции. Очевидно, спинальная индукция имеет тенденцию угнетать сгибание конечности, как последствие экстензорного толчка. При шагательных движениях сгибание, которое поднимает лапу и несет ее над землей, приготавливает антагонистические дуги разгибания и, так сказать, сенсibiliзирует их к реакции опирающегося и толкающего разгибания, необходимого для продвижения вперед. В таких рефлекторных последовательностях предшествующий рефлекс не только создает стимул для последующего, но и предрасполагает дугу последнего к реакции на этот стимул в момент, когда он появился, или даже вызывает последующий рефлекс без внешнего раздражителя. Рефлекторное «шагание» спинальной собаки продолжается даже без внешнего кожного раздражения: оно будет продолжаться все время, когда животное поддерживается в воздухе. Кошка отлично может ходить и тогда, когда подошвы всех ее четырех лап анестезированы.

Каждое рефлекторное движение должно само генерировать стимулы к афферентным приборам во многих отделах тела и органов — мышцах, суставах, сухожилиях и т. д. Возможно, что это обстоятельство усиливает рефлекс в момент его осуществления. Рефлекс, который можно получить, раздражая афферентный нерв сгибательных мышц колена, возбуждает эти мышцы, заставляя их сокращаться, и тормозит их антагонисты; рефлекс, получаемый с афферентного нерва разгибательных мышц колена, возбуждает флексоры и тормозит их антагонисты.

В случае, когда рефлекс, благодаря спинальной индукции, приобретает тенденцию вызывать противоположный рефлекс, процесс спинальной индукции, по-видимому, усиливается действием любого рефлекса, генерируемого данным движением. Это могло бы помочь объяснить, каким образом рефлекторная реакция, однажды вызванная у спинального животного, прекращается сразу после окончания раздражения, что мы и наблюдаем в обычных условиях. Казалось бы, такая реакция должна генерировать

ряд последующих в спинальной индукции рефлексов. Это движение, это внешнее раздражение, которое вызывает даже в те моменты, когда это было бы невозможно. Однако мы помним, что реакции, которые будут стремиться к движению.

Другим примером, исходящим из того же спинального механизма, является ослабление рефлексов одной спинальной системы. По мере того, как увеличивается (при постепенном) По моим наблюдениям в секунду приобретается сокращение объема сжатия этих частей раздражающего полного. Эти выпадения чаще и становятся мышцами.

ряд последующих стимулов в виде центрипетальных импульсов в спинной мозг из движущихся суставов и мышц. Сдавление мышц и раздражение афферентных нервов суставов и мышц вызывает рефлекс. Поэтому можно ожидать, что первичное рефлекторное движение само даст начало последующему рефлекторному движению, это вторичное — дальнейшему и т. д. Однако при прекращении внешнего раздражения лапы в случае флексорного рефлекса весь рефлекс обычно сразу прекращается. Чесательный рефлекс, даже вызванный интенсивным раздражением, обычно прекращается в течение 2 сек., после прекращения раздражения, вызвавшего этот рефлекс.

Однако у нас нет для этого удовлетворительного объяснения. Но мы помним, что такие рефлексy являются промежуточными реакциями, внедряющимися в состояние первого равновесия, которое само является рефлексом. Последовательная индукция будет стремиться вызвать компенсаторный рефлекс, возвращающий движущиеся члены назад, в исходное положение равновесия.

УТОМЛЕНИЕ

Другим условием, влияющим на исход борьбы между рефлексами, исходящими из различных источников, за обладание одним и тем же общим конечным путем, является утомление [800]. Спинальный рефлекс в условиях длительного возбуждения или частого повторения становится слабее и может вовсе прекратиться. Это ослабление является прогрессирующим и отмечается в рефлексах одного вида раньше, чем в рефлексах другого вида. У спинальной собаки чесательный рефлекс в обычных условиях утомляется значительно раньше (рис. 44), чем сгибательный рефлекс.

По мере утомления рефлекс обнаруживает другие изменения, помимо уменьшения амплитуды сокращения. Так, во время сгибательного рефлекса исходная стабильность сокращения уменьшается (рис. 44, 60). Он становится дрожащим, причем тремор постепенно становится все более выраженным и неправильным. По моим наблюдениям, ритм тремора часто составлял около 10 в секунду. Далее, фазы более выраженного тремора начинают приобретать тенденцию к чередованию с фазами более правильных сокращений, на что указывает частичный возврат исходного объема сгибания конечности и уменьшение тремора. Помимо этих частичных улучшений, уменьшение рефлекса носит прогрессирующий характер. В дальнейшем при непрекращающемся раздражении наступают короткие периоды некоторого подобия полного перерыва реакции и даже замены сгибания разгибанием. Эти выпадения исчезают, но имеют тенденцию наступать все чаще и чаще. Наконец, неправильный фазовый тремор мышц становится постоянным. Утомляются не сами сгибательные мышцы. Это видно из того, что при отсутствии флексорной рефлекс-

торной реакции в результате утомления они еще способны к сокращению во время чесательного рефлексорного движения.

Подобные же результаты получены при исследовании чесательного рефлекса с некоторым различием в соответствии с особенностями его проявления [287]. Одна из этих особенностей

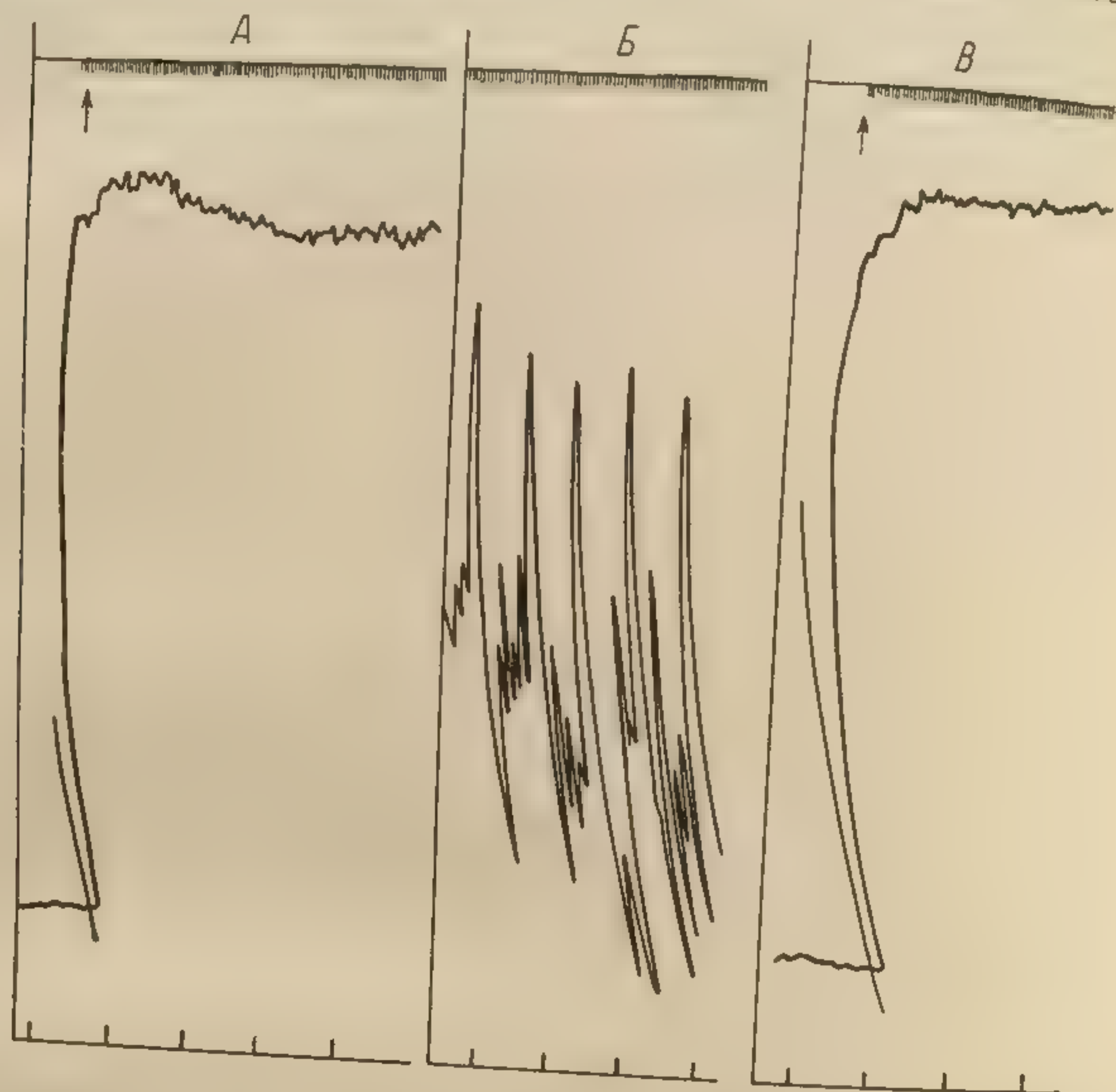


Рис. 60. Утомление и восстановление сгибательного рефлекса. Рефлекс вызывался (униполярная фарадизация участка плантарной поверхности кожи мизинца) с интервалами в 60 сек. между окончанием одной реакции и началом следующей.

Сверху вниз: линия размыкания первичной цепи катушки, 40 в секунду (начало раздражения обозначено стрелками); миографическая кривая (сгибательный рефлекс, вертикальными штрихами на А, В обозначено начало раздражения). На А приведено начало третьей реакции серии; эта реакция получалась длительно, в течение 50 сек. На В показана эта реакция на поздней ее стадии. После этого раздражение было прекращено на 70 сек. и затем возобновилось. На В показана следующая, четвертая, реакция. После 70-секундного интервала рефлекс полностью восстановился (вслед за утомлением, изображенным на В).

состоит в том, что отдельные сокращения чесательного рефлекса обычно становятся медленнее и следуют одно за другим с большими промежутками времени (рис. 61). Сокращения, вместо того чтобы оставаться сравнительно правильными по амплитуде и частоте, обнаруживают тенденцию объединяться в довольно правильные группировки. При непрекращающемся раздражении сокращения могут исчезнуть вовсе на короткое время и на короткое же время

появиться снова (рис. 62). И в этом случае наблюдаемые явления объясняются не особенностями деятельности мышц, ибо при возбуждении их через другие каналы или непосредственно через двигательный нерв мышцы хорошо сокращаются. Частично это снижение рефлекторных реакций при электрических раздражениях спинальной собаки может быть вызвано уменьшением ин-

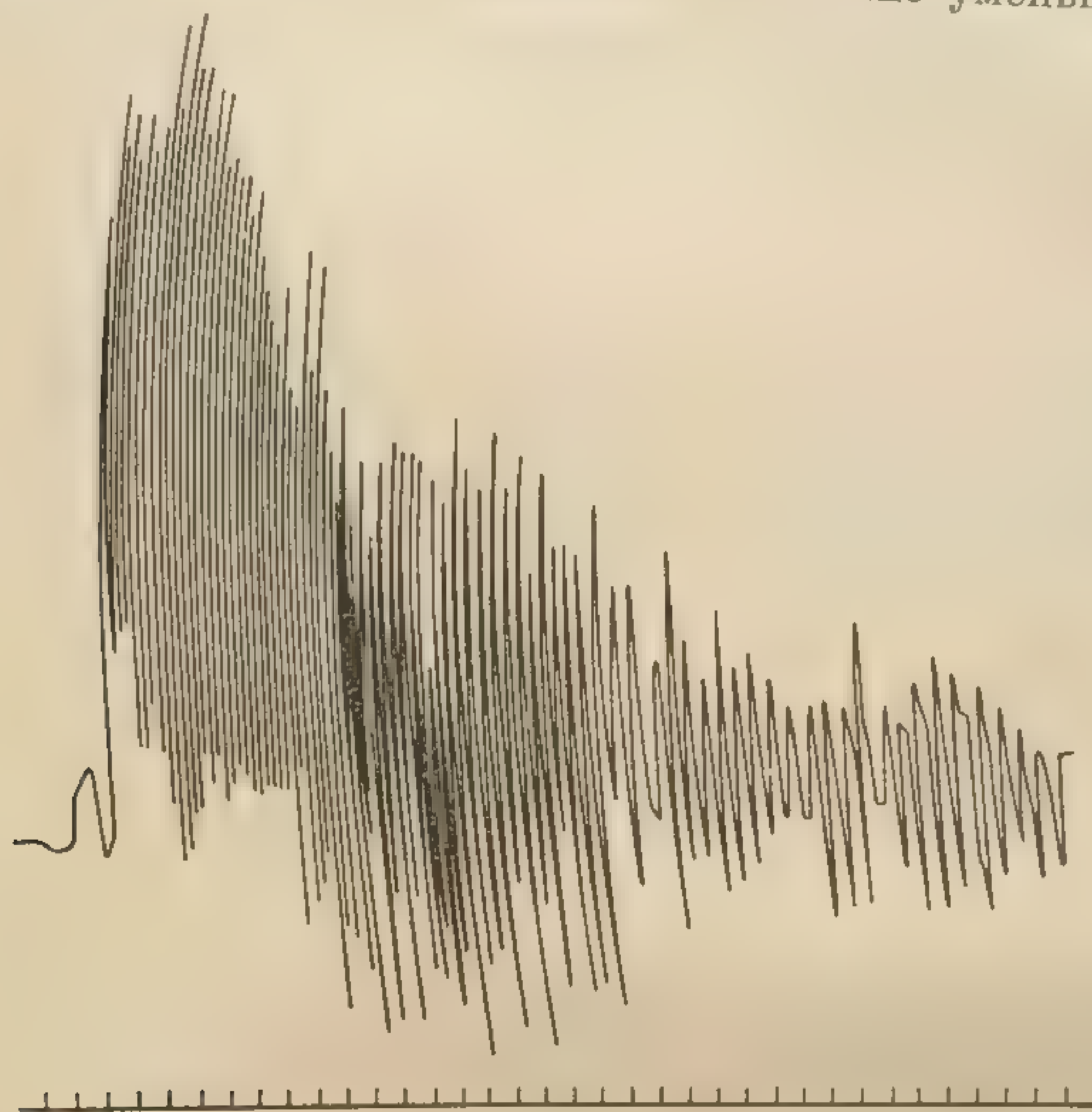


Рис. 61. Утомление чесательного рефлекса.

Чесательный рефлекс вызван у спинальной собаки механическим раздражением участка кожи плеча. Виден быстрый подъем кривой под влиянием длительного раздражения участка кожи. Это явление носит тот же характер и при механическом, и при электрическом раздражении. Отдельные сокращения становятся медленнее, менее правильными и меньше по амплитуде и, наконец, объединяются в группы. Время, в сек.

тенсивности самого раздражения вследствие физической поляризации. Этого не было в большинстве описанных выше реакций [218]. Графическая регистрация утомления сгибания при чесательном рефлексе, полученном во время длительного механического раздражения, по своему внешнему виду ничем не отличается от регистрации рефлекса, полученного при электрическом раздражении. Скорость спада, обусловленного утомлением, характерно изменялась для рефлексов различного вида и для рефлексов одного и того же вида в различных физиологических условиях, например при спинальном шоке. Это указывает на то, что скорость спада обусловлена причинами иными, чем электрическая поля-

ризация. Во многих случаях поляризация не использовалась как можно дольше, и применялись одинаковые удары электрического тока, прикладываемого в противоположных направлениях через ту же позолоченную иглу. Эта предосторожность не обусловила результатов, отличающихся сколько-нибудь заметно от таковых

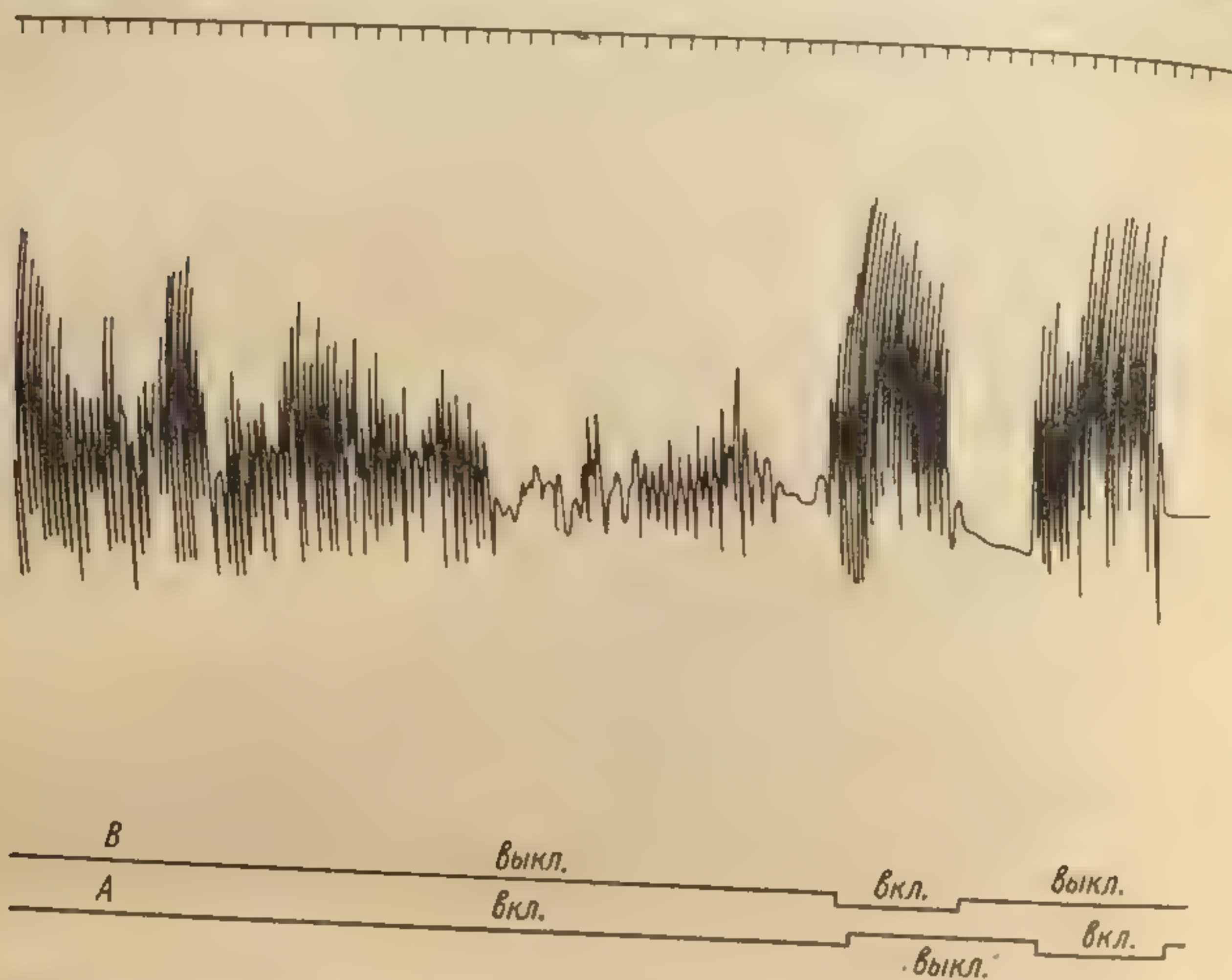


Рис. 62. Утомление и восстановление чесательного рефлекса. Чесательный рефлекс к концу длительного механического раздражения участка кожи плеча.

Сверху вниз: время, в 1 сек.; микрографическая кривая (чесательный рефлекс, вызванный вначале раздражителем А); верхняя линия (обозначено время действия раздражителя В — второй точки); нижняя линия (отмечено время действия раздражителя А для чесательного рефлекса). Раздражитель А уже действовал, когда начиналась регистрация. Когда рефлекс почти утомился, раздражитель А прерывался примерно на 10 сек. и далее продолжался снова. Рефлекс возобновляется почти до исходной величины. На время прерыва раздражителя А на соседний участок наносилось раздражение В. На чесательном рефлексе явления утомления отмечаются неотчетливо.

при использовании обычных двойных ударов тока или серии прерывистых раздражений током в одном направлении. Замедление отдельных сокращений при утомлении также говорит против объяснения этого феномена явлением поляризации, поскольку одно ослабление раздражения не ведет к замедлению сокращений.

Если чесательный рефлекс, полученный с определенного участка кожи, обнаруживает признаки утомления, это состояние локализуется именно для этого участка и не затрагивает рефлекс, получаемый с соседних участков [287, 300]. Рефлекторная реак-

ция, когда она обнаруживает признаки утомления при действии стимулов на данном участке кожи, легко вызывается раздражением соседнего участка, расположенного в двух или более сантиметрах от первого (рис. 62). Это наблюдается как при механическом, так и при электрическом раздражении. Если участок, раздражаемый в качестве второго, расположен близко к утомленному, реакция обнаруживает некоторые признаки утомления, но не настолько выраженные, как в первично раздражаемом участке. Это утомление может являться местным утомлением нервных окончаний в раздражаемой коже, к каковому в экспериментах, где использовались электрические раздражения, могла прибавиться и некоторая поляризация. Однако местный характер не означает, что участие именно кожи в данном примере обязательно. Это может являться отражением пространственного устройства центрального органа, благодаря которому рефлекторные дуги, возникающие в прилегающих друг к другу рецепторах, по мере своего приближения к общему конечному пути частично сливаются. Это происходит в тем большей степени, чем ближе и теснее друг к другу лежат возбуждающие их очаги в рецепторном поле. Сходство описанного явления утомления и пространственной суммации, описанной выше, говорит о том, что локализация феномена утомления скорее интраспинальная и центральная, нежели периферическая и кожная, а также о том, что этот феномен оказывает влияние на афферентную часть дуги спинного мозга, возможно в области первого синапса. Таким образом, явления утомления в синапсе $R_\alpha - P_\alpha$ и $R_\beta - P_\beta$ (рис. 13, Б), возможно, позволили бы объяснить ограниченное значение утомления в чесательном рефлексе.

Локальное утомление спинального рефлекса, по-видимому, проходит с большой скоростью, если судить по наблюдениям за рефлексом конечностей спинальной собаки. Для отчетливого, хотя и неполного восстановления реакции достаточно перерыва раздражения на несколько секунд (рис. 62). Я наблюдал восстановление рефлекторной реакции спустя несколько мгновений даже во время раздражения, под действием которого рефлекс ослаблялся и исчезал. Это наблюдалось при довольно слабых раздражениях. По моим данным, эти спинальные рефлекс истощались скорее при действии слабых раздражителей, чем при действии сильных. Этот кажущийся парадокс указывает на то, что даже при действии слабых раздражений порог реакции постепенно повышается и превышает пороговую величину слабого раздражения раньше, чем достигнет порога более сильного раздражителя. Пример этого дан на рис. 63, где чесательный рефлекс, переставший вызываться раздражением А, немедленно вызывается (часто без всяких признаков утомления в двигательном компоненте реакции) при увеличении интенсивности раздражения через тот же электрод А + а, когда 5 ом закорачивались в первич-

ной цепи. Однако наступление утомления при слабом раздражении раньше, чем при сильном, показывает также, что утомление наступающее вслед за слабым раздражением, часто оказывается большим по отношению к генерированию естественного разряда, чем в случае более сильного раздражения. Это явление, которое часто встречалось в моих наблюдениях на конечности спинальной собаки, если оно будет часто обнаруживаться в рефлекторных реакциях, может иметь очевидное практическое значение.

Появления локального утомления, если оно связано с чесательным рефлексом с одного определенного участка кожи, можно в какой-то мере избежать, если использовать спинальную суммацию раздражений, нанесенных на различные точки рецептив-

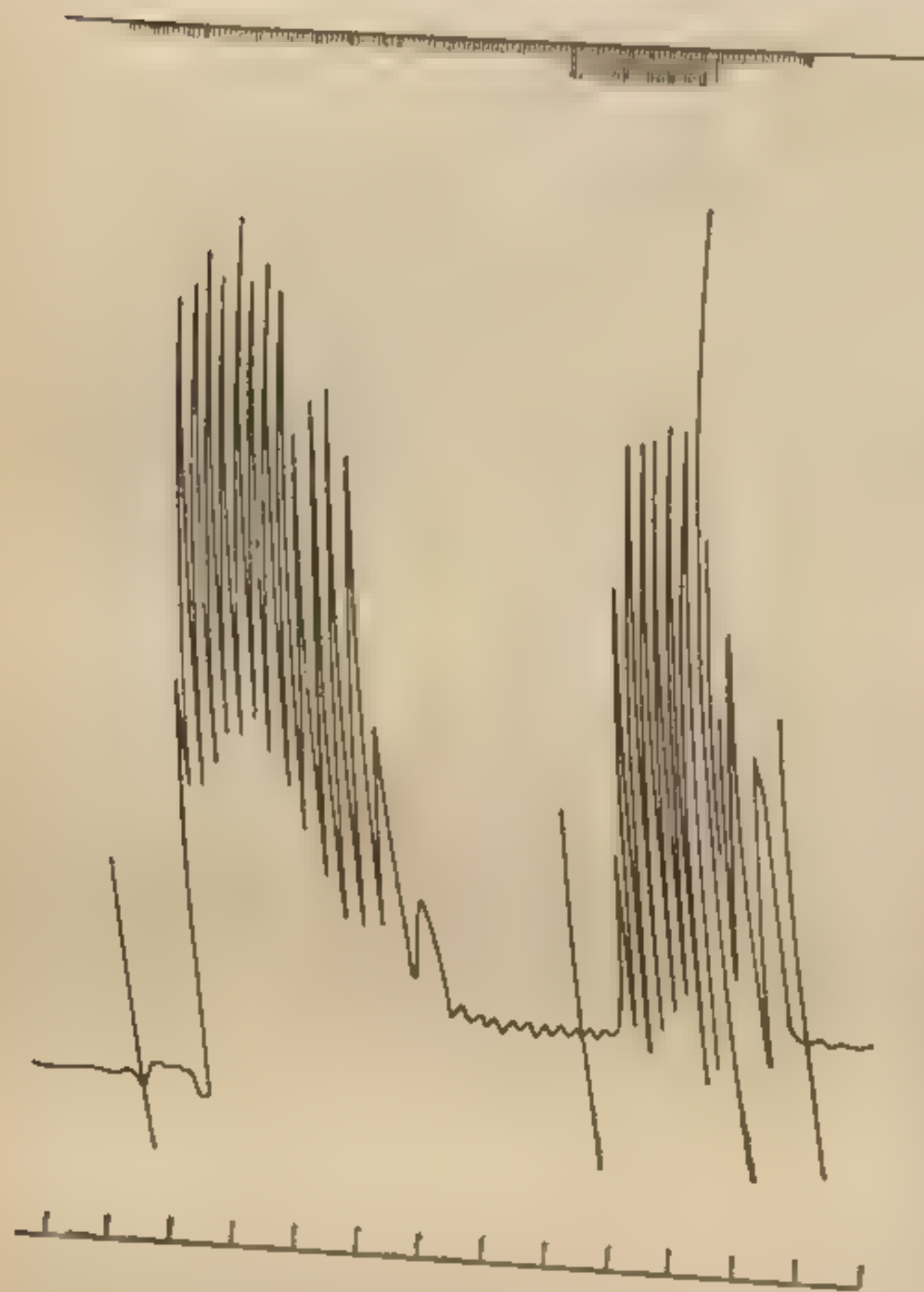


Рис. 63. Утомление чесательного рефлекса.

Сверху вниз: линия, обозначающая раздражение при помощи электромагнита (устройство действует таким образом, что увеличение интенсивности раздражения отмечается увеличением амплитуды записи), микрофотография кривая (чесательный рефлекс); время, в 1 сек. Чесательный рефлекс, вызванный относительно слабым раздражением, исчезает еще во время раздражения. По мере увеличения интенсивности раздражения рефлекс снова появляется и не исчезает и тогда, когда интенсивность раздражения возвращается к исходной.

ного поля. Кратковременные раздражения можно перемещать от точки к точке по рецептивному полю. Этот прием привел меня к любопытным результатам. Рефлекс вызывался с десяти отдельных точек рецептивного поля. Расстояние между соседними точками составляло около 4 см. Каждая точка раздражалась двойным ударом индукционного тока с частотой 2 раза в секунду. В ответ на это наступила целая серия чесательных движений, которая длилась дольше, чем тогда, когда раздражители применялись за один и тот же интервал, но наносились не последовательно в ряде точек, а лишь в одной какой-нибудь точке. Таким образом, вызывалось триста или четыреста отдельных сокращений, осуществляющихся без перерыва. Однако такая серия проявляет тенденцию к внезапной остановке. Если, несмотря на остановку реакции, продолжать раздражение, не изменяя его параметров в течение 3—4 мин. или более, чесательные движения время от времени появляются снова в виде новых последовательностей сокращений (рис. 64), может быть более длительных, чем первые.

Эти экспериментальные рефлексы низов, минает и утомле Интер рефлекса рис. 59 жения, щений вследствие течения в особен

Рис. 64. У

Чесательный после полного явления (уни ными удара п держива рефлекс, пер Новые сокр ными и дл (примерно 5 может прод Раздражени как кожи, жение и

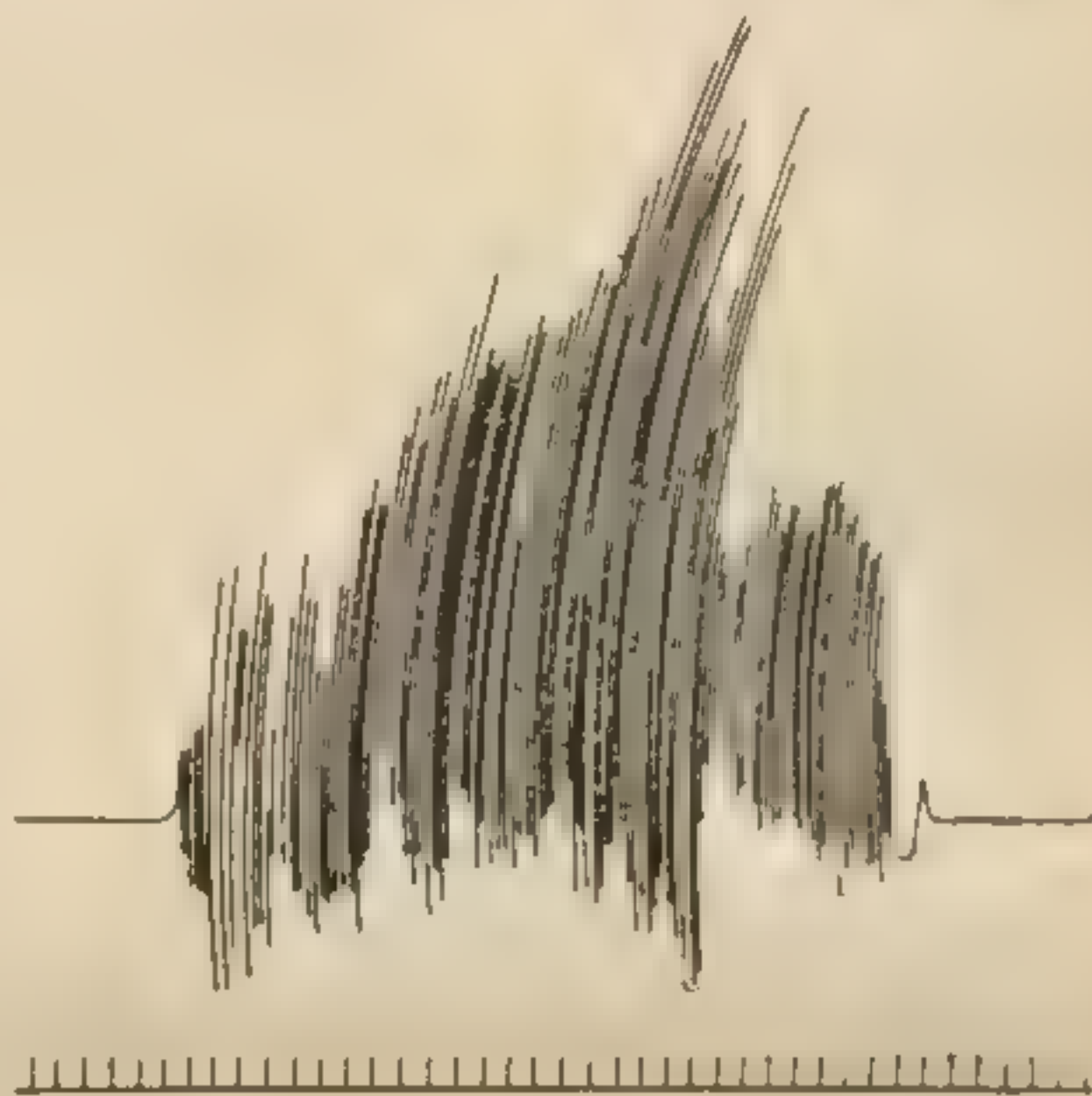
Среди некоторых над общ торов, ф проявляе физически раздраж ляется. конечны другими обладани прерыва когда по На з чок нево этому п флексор зорный является

Эти эксперименты указывают на то, что поляризация у стигматического электрода не ответственна за ослабление чесательного рефлекса. Они указывают также на сложность центральных механизмов, участвующих в осуществлении рефлекса. Явление напоя и утомления в сериях записей, получаемых на эргографе.

Интересно отметить некоторые отличия между прекращением рефлекса вследствие утомления и вследствие торможения. Сравним рис. 59 и 42. Рефлекс, прекращающийся вследствие торможения, ослабляется без видимого изменения частоты сокращений или их длительности. Рефлекс же, прекращающийся вследствие утомления, обнаруживает замедление ритма и протекания отдельных сокращений, в особенности конечных.

Рис. 64. Утомление чесательного рефлекса.

Чесательный рефлекс, возникающий снова после полного выпадения в условиях раздражения (униполярная фарадизация двойными ударами индукционного тока), которое поддерживалось на неизменном уровне, хотя рефлекс, первоначально имевший место, исчез. Новые сокращения происходят с неправильными и длительными интервалами времени (примерно 50 сек.), и рефлекс, возобновляясь, может продлиться 20 сек. без перерыва. Раздражение наносилось в 10 отдельных точках кожи, в каждой — униполярное раздражение из отдельной вторичной цепи.



Среди признаков утомления рефлекторной реакции отмечены некоторые, указывающие на то, что при утомлении господство над общим конечным путем, осуществляющееся системой рецепторов, функционирующих в данное время, и афферентным путем проявляется с меньшей силой, с меньшим постоянством и топографически менее точно локализуется. В условиях продолжительного раздражения это господство над общим конечным путем ослабляется. Эта точка зрения опирается на факт, что связь с общим конечным путем при этом прерывается легче и легче нарушается другими рефлекторными дугами, соперничающими с первой за обладание данным общим конечным путем. Чесательный рефлекс прерывает сгибательный рефлекс с большей легкостью тогда, когда последний утомлен, а не в противном случае.

На задней конечности спинальной собаки экстензорный толчок невозможно получить во время флексорного рефлекса. Поэтому при осуществлении отчетливого или весьма интенсивного флексорного рефлекса никогда не удавалось получить экстензорный толчок, хотя согнутое положение конечности само по себе является обстоятельством, благоприятствующим разгибательной

реакции, если сгибание было пассивным. Однако если флексорный рефлекс в условиях соответствующего продолжительного раздражения одной и той же точки доведен до появления признаков утомления, экстензорный толчок можно получить снова. Эта возможность не характеризуется ни регулярностью, ни легкостью получения реакции, однако она обычно становится достижимой сначала в виде реакции весьма слабой, интенсивность которой увеличивается лишь впоследствии. Иными словами, реакция может вытеснить соперничающий с ней рефлекс из общего конечного пути, когда этот рефлекс оказывается утомленным, и она не в состоянии этого сделать, когда рефлекс свеж и интенсивен. Далее, перекрестный экстензорный рефлекс не в состоянии затормозить сгибание (флексорный рефлекс) в обычных условиях, если интенсивность раздражения соперничающих дуг примерно такая же, как и раздражение, вызвавшее этот рефлекс. Однако он в состоянии сделать это, если флексорный рефлекс утомлен.

Ослабление рефлекса в условиях длительного раздражения — одно из многих явлений, известных в физиологии под названием утомления. Возможно, что в этом случае так называемое утомление не что иное, как отрицательная индукция. Местом, где она проявляется, может являться синапс. По-видимому, перед нами процесс, выработавшийся и закрепившийся в эволюции нервной системы. Одно из очевидных назначений этого феномена заключается в предотвращении слишком продолжительного использования общего пути одним рецептором [300]. Утомление предотвращает длительное обладание общим путем одним рефлексом достаточной интенсивности. Оно благоприятствует поочередной реализации активности других рецепторов. Оно помогает осуществлять последовательностям реакций. Организм, чтобы успешно ориентироваться в миллионе разнообразных изменений окружающих его условий, должен обеспечить разнообразие своих ответных реакций. Не будь так называемого утомления, организм, воспринимая окружающий мир, оказался бы в состоянии развить глаз, ухо, рот, руку или ногу, но едва ли он оказался бы в состоянии развить такое удивительное сочетание всех этих органов восприятия, каким он в действительности обладает.

Потеря господства над общим путем, наступающая вследствие так называемого утомления, имеет место также и на других путях, помимо тех, которые ведут к мышце и эффекторным органам. Если вместо двигательных эффектов исследовать чувствительность, то наблюдаются аналогичные явления. Видимый образ тормозится конкурирующим образом в пределах одного зрительного поля с большей готовностью после того, как он воспринимался в течение некоторого времени, чем если он только что был воспринят (Мак-Дугалл [223]).

На одно из положений, вытекающих априорно из принципа общего пути, указывают экспериментальные данные, имеющие

отношение к
каждая явля
чтобы соеди
дуг. Иными
организация
тельно возн
коренка. Э
с помощью
торные дуги
с различной
тов становит
ной не у
соответстует
вать принци

При пере
путь меняет
жение аффер
предыдущей
которые опр
жестся на не
интенсивнос
к интенсивн
наиболее ва
ное раздра
общий путь,
жение лишь
и затормозит
жения доста
показать пр
примеров та
Сильное ра
в данный м
стоянии это
туры у сп
живал моче
последствий
тивности не
как если бы
чительной с
Tunicata, гд
в одних слу
другом. Оп
которая в
временами

отношение к явлению утомления. Рефлекторные дуги, из коих каждая является цепью нейронов, конвергируют таким образом, чтобы соединиться в звенья (нейроны), общие для всех групп дуг. Иными словами, они сливаются в общих путях. Такая организация заканчивается в виде слияния множества самостоятельных возникающих дуг в общем конечном нейроне эфферентного корешка. Этот нейрон является, таким образом, инструментом, с помощью которого осуществляют свое действие многие рефлекторные дуги. Он отвечает на их влияния в различном ритме и с различной интенсивностью. В соответствии с этим из экспериментов становится очевидным, что он отличается относительной неутомляемостью [300]. Таким образом, он соответствует тому требованию, которому и должен соответствовать принцип общего пути.

ИНТЕНСИВНОСТЬ

При переходе от одного рефлекса к другому общий конечный путь меняет одного своего хозяина на другого. Новое расположение афферентных дуг становится доминантным при подавлении предыдущей системы рефлекторных реакций. Из всех условий, которые определяют, какой из конкурирующих рефлексов окажется на некоторое время обладателем общего конечного пути, интенсивность реакции самой афферентной дуги по отношению к интенсивности соперничающих с ней дуг, может быть, условие наиболее важное. Афферентная дуга, на которую нанесено сильное раздражение, *caeteris paribus* больше склонна захватить общий путь, по сравнению со слабо возбужденной дугой. Раздражение лишь тогда способно вызвать соответствующий рефлекс и затормозить конкурирующий, когда интенсивность этого раздражения достаточно велика. Это объясняет, почему, для того чтобы показать проявления спинального торможения, мы в качестве примеров так часто использовали случай с сильным раздражением. Сильное раздражение затормозит рефлекс, осуществляющийся в данный момент, тогда как слабое раздражение не будет в состоянии этого сделать. Так, в опытах Гольца с торможением ингибиторной у спинальной собаки интенсивный щипок хвоста затормаживал мочеиспускание, тогда как слабый щипок оставался без последствий. Точно так же любое повышение возбудимости и реактивности нервной дуги поведет к торможению других рефлексов, как если бы при этом действовал сильный раздражитель. В значительной степени дело напоминает то, что происходит в сердце *Tunicata*, где место, откуда преимущественно начинается систола, в одних случаях лежит на одном конце органа, а в других — на другом. Оптимальная в этом отношении область одного конца, которая в обычных условиях господствует над общим путем, временами благодаря местному увеличению возбудимости пере-

мещается на другой конец органа в условиях местного растяжения кровяных синусов.

Чтобы судить об интенсивности раздражения, следует учитывать локализацию раздражения в области рецептивного поля рефлекса. Один и тот же физический раздражитель окажется слабым, будучи приложен к краям поля, и вместе с тем сильным, если он наносится в фокусе поля.

Перекрестные рефлексы вызвать обычно труднее, они менее постоянны и менее интенсивны, чем прямые рефлексы. Соот-

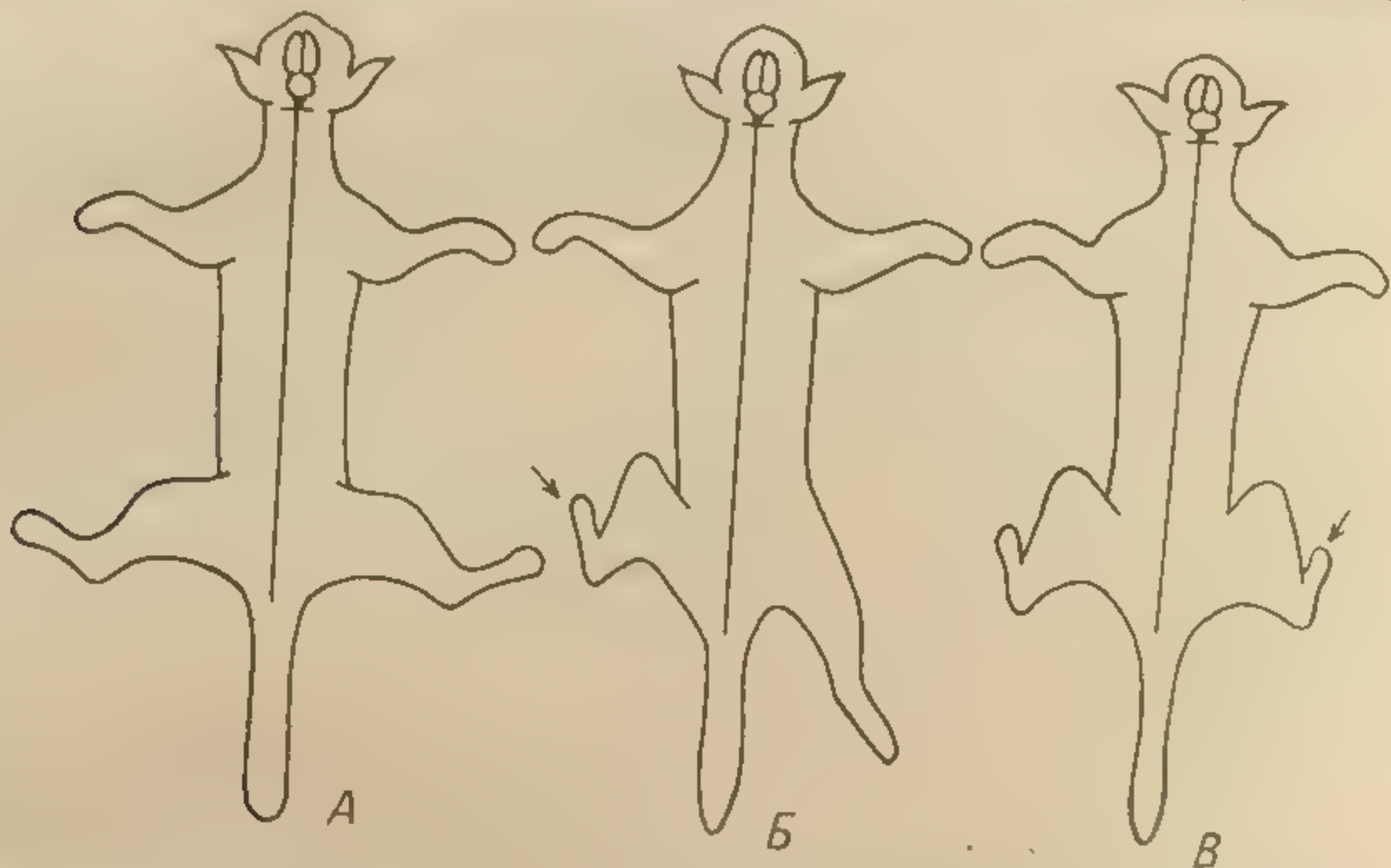


Рис. 65. Схема преобладающего неперекрещенного флексорного рефлекса задней конечности, тормозящего разгибательный рефлекс, вызываемый раздражением противоположной конечности. Кошка.

1 — исходное положение спинального животного; 2 — положение после раздражения левой задней ступни (флексоры левого бедра, колена и ступни и экстензоры правого бедра, колена и ступни в состоянии активного сгибания); 3 — положение после раздражения обеих задних конечностей (разгибание бедра, колена и стопы, которое проявилось бы на обеих сторонах в качестве перекрестного рефлекса с обеих сторон, заторможено, но на обеих сторонах явились антагонистические флексорные рефлексы).

ветственно, перекрестные рефлексы обычно легче тормозятся и легче заменяются прямыми рефлексами, чем наоборот. Так, перекрестный шагательный рефлекс с легкостью замещается чесательным рефлексом (рис. 51), хотя раздражение в первом случае продолжается непрерывно, а сам чесательный рефлекс не является очень сильным. Однако обратное положение, при условии соответствующего подбора интенсивностей раздражителей, также возможно.

Далее, флексорный рефлекс с ноги собаки, если он осуществляется в полном объеме, сопровождается разгибанием противоположной ноги. Это движение перекрестного разгибателя, хотя нередко и сильное, может рассматриваться как добавочная и более слабая часть всего рефлекса, основной компонент которого представляет собой сгибание гомонимной конечности. Если флек-

сорный рефлекс получается плохо, что имеет место, например, при спинальном шоке, или при утомлении, или при слабом раздражении, перекрестное разгибание не сопровождается гомонимного флексорный рефлекс выражен хорошо и одновременно раздражаются не одна, а обе лапы, причем наносимые раздражения примерно одинаковой силы, наступает стабильное сгибание в колене, бедренном и голеностопном суставах обеих конечностей (рис. 65), а разгибания не наступает ни в одной из них [205]. Контралатеральный компонент каждого рефлекса затормаживается гомолатеральной флексией. Другими словами, более интенсивный компонент рефлекса захватывает господство над общими конечными путями за счет более слабого компонента рефлекса. Однако если интенсивность раздражителей, приложенных к правой и левой лапам, не сбалансирована достаточно точно, перекрестное разгибание, вызванное более сильным раздражением, способно привести даже к не проявлению гомонимного сгибания, которое более слабый раздражитель в иных условиях должен был бы вызвать и вызвал бы на конечности, к которой был приложен.

Уже указывалось, что в большом числе случаев перемещение контроля над общим конечным путем *FC* (рис. 43) от одной афферентной дуги к другой — явление обратимое. Направление перемещения *caeteris paribus* легко определяется повышением интенсивности раздражения одного или другого рецептора. Фактором, в значительной мере определяющим появление одного рефлекса вслед за другим, является, таким образом, интенсивность раздражения.

ВИД РЕФЛЕКСА

Четвертым важным фактором, определяющим исход борьбы между конкурирующими рефлексами, нам представляется вид рефлексов [300].

Рефлексы, берущие начало от того вида рецепторного аппарата, который может быть назван поциентивным [252], по-видимому, доминируют над большинством общих конечных путей, исходящих из спинного мозга. Среди простейших ощущений, вследствие действия на кожу различных раздражителей, которые мы испытываем, можно выделить ощущения прикосновения, холода, тепла или боли. Адекватные раздражители для первых трех ощущений качественно отличаются от раздражителей, вызывающих ощущения боли. Механические раздражители, воздействующие с превышением определенной скорости, в какой-то степени деформируют контур кожного покрова, и являются, вероятно, адекватными тактильными раздражителями. Равным образом охлаждение или повышение местной температуры путем проведения тепла или путем его излучения и т. д. являются адекват-

ными причинами появления ощущений холода или тепла. Источники, где берут начало три этих ощущения, могут быть прослежены вплоть до отдельных и изолированных мельчайших участков кожи. В отношении кожной болевой чувствительности по мнению авторитетных исследователей, среди которых следует упомянуть фон Фрея [148] и Кисова [270], ощущение боли также связано с определенными специфическими нервными окончаниями. В доказательство приводится тот факт, что механические раздражения, наносимые в определенных местах, вызывают ощущения, которые от пороговой величины и выше имеют неприятный характер, а в случае дальнейшего усиления раздражения перерастают в ощущение физической боли. Однако ощущение, вызванное механическим раздражением, нанесенным на тактильную точку, даже будучи усилено, не вызывает боли до тех пор, пока оно ограничивается строго только этим участком. Пороговое значение механических раздражений тактильных точек обычно ниже, чем порог их болевой чувствительности. И, наоборот, пороговая величина электрического раздражения тактильной точки обычно выше, чем порог точек, раздражение которых вызывает ощущение боли. Равным образом принято, что раздражение холодовой или тепловой точки, хотя и достаточно интенсивное, не вызывает ощущения болевого характера, пока оно ограничивается только этой точкой. Однако ощущение боли может быть вызвано не только сильным механическим или электрическим раздражением, но также раздражениями тепловыми или холодными, хотя их пороги выше для раздражений болевых, чем тепловых или холодных. Если основываться на этих наблюдениях, то следует считать, что существует большое количество особых нервных окончаний в коже, обуславливающих болевые раздражения.

Трудностью в данном случае является то обстоятельство, что сенсорные нервные окончания обычно снабжены чувствительными приборами, способными понижать свои пороги чувствительности к раздражителям одного определенного вида, повышая их по отношению ко всем остальным. Однако эти болевые окончания в коже возбуждаются почти в равной степени раздражителями таких различных модальностей, как механические, температурные (проводящие и излучающие), химические, электрические. Это означает, что перед нами не элек т и в н ы е рецепторы. При этом следует заметить, что перечисленные агенты, рассматриваемые как возбуждающие кожное ощущение боли, все имеют в общем один и тот же характер, а именно все они становятся а д е к в а т н ы м и болевыми раздражителями, начиная с момента, когда интенсивность их становится опасной как угроза повреждения кожи. И в отношении указанных агентов следует отметить, что они все способны оказывать возбуждающее действие на нерв, бу-

лучи пр
определе
многих и
щением.
принис
модифика
в ее эпит
характер
щих сред
обнаруж
что нерв
чувство,
дифферен
органа,
равную
раздраж
один вид
адекватн
к воспр
по отнош
общей дл

Подоб
ров в ми
видуума
за суще
сматрива
ляется в
отбора к
ч е с к о
компонен
неприятн
вызываю
хотя и в
которые
решающ
ждение
в процес
вольнo ч
было эт
нервного
жесты бо
скажем,
иммунит
То, ч
особый
все они
но и од

лучи приложены к нему непосредственно. Известны определенные кожные поверхности, для которых, согласно мнению многих исследователей, боль является единственным ощущением, которое может быть с них получено. Эта особенность приписывается, например, поверхности роговицы, являющейся модификацией кожи. Гистология роговицы говорит о наличии в ее эпителии нервных окончаний только одного морфологического характера, а именно свободных окончаний нейрофибрилл, лежащих среди эпителиальных клеток. Такие же нервные окончания обнаружены и в эпидермисе. Следовательно, вполне возможно, что нервными окончаниями, обуславливающими кожное болевое чувство, являются свободные окончания, и что отсутствие высоко дифференцированного, специализированного конечного нервного органа, связанного с ними, может объяснить их относительно равную восприимчивость к необычайно широкому диапазону раздражителей различной природы. Вместо того чтобы только один вид раздражения являлся по отношению к этим окончаниям адекватным, они могут рассматриваться как приспособленные к восприятию целой группы раздражителей, группы, которая по отношению ко всему организму отличается одной особенностью, общей для всех ее членов, а именно вредящим характером.

Подобно целому ряду механических и других вредных факторов в мире, полном опасностей, среди которых отдельным индивидуумам и видам приходится отстаивать свое место в борьбе за существование, ноцицептивные раздражения следует рассматривать как совершенно обычное явление. Поэтому представляется вполне вероятным, что в процессе приспособительного отбора кожа приобрела способность, так сказать, специфического чувства повреждения ее. В качестве компонента, дополняющего реакции этого аппарата, мы находим неприятную аффективную окраску, которую эти раздражения вызывают. Может быть, это является средством оживить в памяти, хотя и в рудиментарной форме, переживания далекого прошлого, которые имели тогда для существования индивидуума или вида решающий характер. Иными словами, если допустить, что повреждение такого открытого чувствующего органа, как кожа, в процессе эволюции животного должно было иметь место довольно часто и приобретать тем большее значение, чем серьезнее было это повреждение, тот факт существования специфического нервного прибора для кожной болевой чувствительности не покажется более трудно объяснимым с генетической точки зрения, чем, скажем, способность крови к свертыванию или врожденный иммунитет по отношению к некоторым заболеваниям.

То, что нервные окончания, о которых идет речь, образуют особый вид окончаний, доказывается тем обстоятельством, что все они вызывают не только ощущение одного и того же характера, но и одно и то же рефлекторное движение, если судить о его

назначении, интенсивности, устойчивости к шоку и т. д. II эволюция этого рода нервных окончаний несомненно могла идти изолированно от эволюции любого специализированного нервного окончания, поскольку свободные нервные окончания были более приспособлены к восприятию широкого диапазона разнообразнейших раздражений, реагировать на которые необходимо в данном случае. При этом не требовался низкий порог раздражения, так как все раздражители были достаточно интенсивны; именно интенсивность и обуславливала их вредоносность, но требовалась способность реагировать на широкий диапазон раздражителей различной природы, потому что вредность может появляться в самых разнообразных формах. Этот диапазон реактивности обеспечивается самим безмякотным нервом, и он оказывался бы нарушенным при специализации нервного окончания. Поэтому такие нервные окончания остались свободными.

Это те области, раздражение которых, если судить по аналогии, может вызвать наиболее интенсивное ощущение боли, и это те раздражения, которые, судя опять-таки по аналогии, наиболее приспособлены, для того чтобы вызвать ощущение боли, которые, как правило, вызывают у спинального животного, т. е. в условиях, когда боль, конечно, не существует, доминирующие рефлекс. Если это реакции в ответ на раздражение специфических болевых нервов, то, следовательно, нервные дуги болевых нервов, говоря в широком смысле, в определенной мере господствуют в спинальных центрах. Физическое отражение боли является, таким образом, психическим дополнением императивного защитного рефлекса. Предпочтительно, однако, избегать выражения «болевые нервы», так как в пределах чисто спинальной и рефлекторной реакции этих нервов отсутствует какое бы то ни было ощущение. Приписывая во внимание, что особенностью, общей для всей этой группы раздражений, является угроза или фактическое повреждение ткани, на которую они воздействуют, самым подходящим будет называть их вредящими. В таком случае нервы, которые с точки зрения ощущения оказываются болевыми нервами, с точки зрения рефлекторной реакции могут именоваться ноцицептивными нервами.

В борьбе между отдельными рефлексами ноцицептивные рефлекс, как правило, определенно и без труда побеждают. Это объясняет нам, почему раздражения подобного рода приходилось применять так часто, для того чтобы вызвать рефлекс у спинальной лягушки, а также почему, если судить по этим рефлексам, такая «фатальность» свойственна спинальным рефлексам.

С одной и той же кожной поверхностью на задней конечности спинальной собаки можно вызвать тот или другой из пары диаметрально противоположных различных рефлекс, в зависимости от того, является наносимое раздражение повреждающим или

простым
ветер к о
лексу. (С
ание —
его сгиба
тельный
слабом ра
Если час
в борьбе з
лексе с бо
нейрона.
из обоих
в отдель
интенсив
рефлекс об
когда соот
вается фл
сильное ра
ние, обусл
няется рит
чесательно
ного рефле
жение, вы
появляется
чесательн
Однако эт
раздражит
жении пят
жение ме
В сост
рефлекс п
раздражен
этот рефл
нейроном,
ствие пост
сительно
Ноцице
которые у
ощущения
Помимо р
поврежда
отношение
ствование
также афф
с половым
рефлекс п
мозг може

простым прикосновением [252]. Укол подошвы иглой неизменно ведет к отдергиванию конечности, т. е. к сгибательному рефлексу. Осторожное прикосновение, наоборот, вызывает разгибание — экстензорный толчок, описанный выше. Таким образом, это сгибание является ноцицептивным рефлексом. Однако чесательный рефлекс, который так легко получается при простом слабом раздражении кожи плеча, относительно мало вреден. Если чесательный рефлекс и флексорный рефлекс конкурируют в борьбе за конечный нейрон, общий им обоим, флексорный рефлекс с большей легкостью вытесняет чесательный из конечного нейрона, чем чесательный вытесняет флексорный. Если ни один из обоих рефлексов не утомлен и если раздражитель каждый в отдельности вызывает соответствующий рефлекс достаточной интенсивности, во всех случаях в моих наблюдениях флексорный рефлекс обычно одерживал верх (рис. 42). Однако если в то время, когда соответствующим стимулом слабой интенсивности вызывается флексорный рефлекс умеренной интенсивности, нанести сильное раздражение, вызывающее чесательный рефлекс, сгибание, обусловленное проявлением сгибательного рефлекса, заменяется ритмическим чесательным движением, характерным для чесательного рефлекса (рис. 50), хотя раздражитель для флексорного рефлекса продолжал действовать без изменения. Если раздражение, вызывающее чесание, прерывается, флексорный рефлекс появляется снова. Флексорный рефлекс как будто легче вытесняет чесательный рефлекс с общего конечного пути, чем наоборот. Однако эти отношения обратимы. При повышении интенсивности раздражителя, вызывающего чесательный рефлекс, или при понижении интенсивности раздражителя флексорного рефлекса положение меняется на обратное.

В состоянии децеребрационной ригидности, когда тонический рефлекс поддерживает сокращение экстензорных мышц колена, раздражение ноцицептивных дуг конечности легко обрывает этот рефлекс. Ноцицептивный рефлекс завладевает моторным нейроном, до того находившимся в состоянии активности вследствие постурального рефлекса. Ноцицептивные рефлексy относительно мало угнетаются спинальным шоком.

Ноцицептивные дуги, однако, суть не только спинальные дуги, которые у интактного животного, рассматриваемого в аспекте ощущения, вызывают реакции, достигающие качества аффекта. Помимо рецепторов, предназначенных реагировать на прямые повреждающие воздействия, в коже имеются и другие, имеющие отношение к жизненно важным функциям, определяющим существование вида и сопряженным с интенсивными ощущениями также аффективного характера, например ощущения, связанные с половыми функциями. У самца лягушки половой обнимательный рефлекс представляет собой спинальный рефлекс [6]. Спинальный рефлекс может быть перерезан как выше, так и ниже плечевой об-

ласти, а рефлекс при этом не прерывается. Опыты показывают, что у спинального самца в период спаривания, а также и в другое время рефлекс может быть вызван любым раздражением кожи стеральной и соседней с ней области. У интактного животного (самка), наоборот, все раздражители, кроме адекватного [40], приложенные к данной области, немедленно отбрасываются, даже в том случае, если они обернуты в свежую кожу лягушки-самки и им придано сходство с последней. Рефлекс не нарушается после удаления яичек, хотя имеются данные, что удаление семенных пузырьков угнетает его, тогда как растяжение пузырьков, даже путем наполнения их индифферентной жидкостью, рефлекс усиливает. Если кожа стеральной области и передних конечностей удаляется, рефлекс не наблюдается. Тяжелые повреждения конечностей и внутренних органов рефлекса не затормаживают, как не затормаживают его и раздражение седалищного нерва, центральное место перерезки его. Однако во многих случаях рефлекс оказывается угнетенным или подавленным полностью при действии сильных химических раздражений, наносимых на стеральную область кожи. У черепахи отмечается такой же половой спинальный рефлекс высокой интенсивности [112а, 112в].

По-видимому, является общим правило, что рефлекс, возникающие в тех видах рецепторов, которые рассматриваются как чувствительные органы, вызывают сильные ощущения, *caeteris paribus* превалируют над рефлексом с рецепторов других видов, когда борются с ними за обладание общим конечным путем.

Такие рефлекс оттесняют с достаточной легкостью рефлекс, исходящие из тактильных органов мышечного чувства и т. д. Как ощущения, возбуждаемые этими дугами, например боль, исключают и подавляют конкурирующие ощущения, так и рефлекс с этих дуг одерживают победу в борьбе за общий путь. Они, таким образом, характеризуются большей интенсивностью проявлений [300].

По моим наблюдениям, из всех рефлексов тонические рефлекс, например сохранение обычного положения, наиболее легко прерываются другими рефлексом. Даже слабое раздражение поцептивных дуг, берущих начало в области лапы, часто оказывается достаточным, чтобы понизить или полностью затормозить коленный рефлекс или снять рефлекторный экстензорный тонус мышц локтевой или коленной области. Поэтому при классификации рефлексов различного вида по степени выраженности у них способности прерывать действие друг друга, рефлекс, берущие начало в рецепторах, которые можно рассматривать как органы чувств и которые вызывают ощущения выраженной эффективной модальности, оказываются на верхнем конце ряда, а рефлекс, ответственные за постуральный тонус скелетных мышц,

оказывающиеся на
ций тонических
жений тела жи
вационную осн
ством является
чтобы животное
явления, воздей
няющихся разд

Поэтому инт
жесть, спиналь
рефлекса — вот
ляют результат
Примечательно,
тенсивности реа
означает, как пр
сов, которые в п
ладают, предст
бывают интенс
в конкуренции
как например ре
рефлекс полож
и временно под
чающимся боль
утомляются, в то
гут функционир
ния. Таким обра
равновесие в пер
фактор, действу
соотношения ак
как живого орга
ния данного вид

Высокая вар
мента к экспери
одной из трудно
бельность, хотя
трофии или м
по-видимому, го
в центральном
активностью пр
функциональная
одних связей и
дящие пути, бы
в течение после
Апати, Рамон-и-
образований) с
исследования) с
уже после того

оказываются на другом его конце. Одной из существенных функций тонических рефлексов является поддержание обычных поведенческую основу активного равновесия. Очевидным преимуществом является то, что это равновесие нарушается без труда, чтобы животное могло быстро реагировать на происходящие явления, воздействующие на него в качестве непрерывно сменяющихся раздражений.

Поэтому интенсивность раздражения, утомленность или свежесть, спинальная индукция, функциональная характеристика рефлекса — вот те физиологические факторы, которые определяют результат взаимодействия рефлекторных дуг на общем пути. Примечательно, что все они в конечном счете сказываются на интенсивности реакции. Таким образом, интенсивность раздражения означает, как правило, интенсивность реакции. Те виды рефлексов, которые в процессе взаимодействия с другими обычно преобладают, представляют собой именно те рефлексы, которые обычно бывают интенсивными. Рефлексы, особенно легко уступающие в конкуренции — это рефлексы обычно малой интенсивности, как например рефлекторный тонус скелетных мышц. Тонические рефлексы положения обычно малоинтенсивны, часто нарушаются и временно подавляются интеркуррентными рефлексами, отличающимися большей интенсивностью. Однако они довольно скоро утомляются, в то время как тонические рефлексы положения могут функционировать часами без каких-либо признаков утомления. Таким образом, утомление заблаговременно восстанавливает равновесие в первой борьбе. Мы вправе усматривать в утомлении фактор, действующий в направлении тех пластичных изменений соотношения активностей, которые характерны для животного как живого организма и которые усложняются по мере усложнения данного вида в системе филогенетического развития.

Высокая вариабельность рефлекторных реакций от эксперимента к эксперименту и от наблюдения к наблюдению является одной из трудностей на пути изучения этих реакций. Их вариабельность, хотя и объединяемая зачастую общими условиями трофики или местными особенностями кровоснабжения и пр., по-видимому, гораздо более часто обусловлена изменениями в центральном нервном органе, его собственной функциональной активностью проведения независимо от утомления. Сама эта функциональная активность обуславливает временное открытие одних связей и блокирование других. Цепочки нейронов, проводящие пути, были хорошо изучены микроскопически, особенно в течение последних лет, с помощью методов Гольджи, Эрлиха, Апати, Рамон-и-Кахала и др. Анатомическое прослеживание этих образований можно сопоставить (правда, не по степени сложности исследования) с изучением распределения кровеносных сосудов уже после того, как Гарвей установил их значение, но раньше

того, чем был открыт вазомоторный механизм. Сосуды какого-либо органа могут быть переполнены в один какой-либо отрезок времени или сокращены вплоть до облитерации просвета — в другой. Что касается проводящей сети нервной системы, то периодические изменения еще значительнее, так как они простираются до полного прекращения нервного влияния. В условиях рефлексорного торможения скелетная мышца может растянуться до своей длины *post mortem* [304]. Иначе говоря, исчезают всякие признаки тонических влияний на мышцу со стороны ее моторного нейрона. Направление потока освобождения энергии по нервной сети поминутно изменяется. Общий конечный путь передается от одной группы афферентных дуг со знаком «плюс» к группе со знаком «минус», или ритмической группе, и снова обратно, к одной из предыдущих групп, и т. п. Проводящая ткань в известных пределах изменяет конфигурацию функционирующих компонентов в противоположных направлениях. Эта функциональная конфигурация изменяется в области общих путей [300]. Изменения в этой конфигурации осуществляются посредством взаимодействия конкурирующих рефлексов, интерференцией. Наподобие встряхивания калейдоскопа новое раздражение, падающее на рецептивную поверхность, вызывает в центральном органе сдвиг функциональных систем в районе различных синапсов.

Центральный орган представляет собой гигантское сплетение. Пути проведения в котором следуют определенной схеме, в пределах которой, однако, отдельные детали связи в области вступления в каждый общий путь взаимозаменяемы. Серое вещество мозга можно сравнить с телефонной станцией, где в каждый данный момент, хотя и в условиях фиксированных конечных пунктов, соединения между исходными и конечными пунктами изменяются для того, чтобы могли осуществляться требуемые связи, подобно тому как переводятся стрелки на крупном железнодорожном узле. Чтобы понять процесс переключательной деятельности, следует добавить к чисто пространственному плану временные характеристики, которые в известных пределах лимитируют возможности связей между отдельными каналами, сдвигая их то в одном, то в другом направлении в каждый данный момент. Примером того служит реципрокная иннервация антагонистической пары, когда один ее компонент приводится в активное состояние, а другой оказывается заторможенным.

Это лишь широко распространенный пример общего правила, что антагонистические рефлексy интерферируют, вступая на один и тот же общий конечный путь. Это общее правило является частью общего принципа взаимодействия рефлексов, вступающих на один и тот же общий путь. Разнородные рефлексy используют общий путь последовательно, но не одновременно, однородные рефлексy взаимно усиливают друг друга

на общем конечном пути. Выражаясь телеологически, общий путь в общей экономике процессов, хотя и используется для многих и разнообразных целей, приспособлен для обеспечения в каждый данный момент лишь одной цели. Поэтому он является координирующим механизмом и обеспечивает ограниченное использование в один какой-либо момент только одного подчиненного ему органа.

В случае простых мышц-антагонистов и в случае простых спинальных рефлексов смещение проводящих конфигураций, обусловленное взаимодействием в области устья общих путей, осуществляется на весьма ограниченных территориях. Координация охватывает, например, одну или обе конечности. Будучи распространен на реакцию дуг, возникающих в проекционных рецепторных органах головы (как например, глаз), которые управляют обширными мышечными трактами в мускулатуре как единым целым, тот же принцип координации проявляется в более сложных смещениях конфигураций проводящих элементов. Высвобожденная энергия, воздействующая на мозг в каждый данный отрезок времени, исключает из состояния активности целые отделы нервной системы или вводит в действие другие обширные области. Итог всех этих последовательных реакций является краеугольным камнем формирования индивидуума, сохранение целостности которого и составляет особую задачу нервной системы.

Интерференция неоднородных и содружество однородных рефлексов в их влиянии на общие для всех конечные пути, по-видимому, являются той основой, на которой зиждется важнейший психический процесс — процесс внимания.

Лекция 7

РЕФЛЕКСЫ КАК ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ

Краткое содержание. Назначение рефлексов различных типов. Шок и трудность в объяснении назначения рефлексов. Виды спинального шока. Проявления шока ограничены областью выше места перерезки. Различные степени шока в отражении на различных рефлексах и у различных животных. Шок обусловлен не самим раздражением (травма), но ликвидацией вследствие травмы некоторых супраспинальных влияний. Псевдоаффективные рефлексy создают возможность для определения пути болевой чувствительности в спинном мозгу. Этот путь восходит в составе боковых столбов, главным образом на противоположной раздражению стороне. «Хлороформный крик» у децеребрированных животных. Мимезис удовольствия и мимезис боли. Соматический резонанс эмоций. Теория Джеймса, Ланге и Серджи. Эмоциональные проявления у собаки, лишенной висцеральной и в значительной части соматической чувствительности.

Конечно, совершенно невозможно ни доказать, ни опровергнуть то, что психические явления сопровождают или, наоборот, не сопровождают первые реакции спинального животного. Существование, однако, что наиболее известные возражения (Пфлюгер, Лотце) против психических потенций спинного мозга существовали еще до появления дарвиновской теории эволюции. Последняя показывает, насколько целесообразно было появление первых механизмов. Она дает ключ к пониманию происхождения и развития приспособительных реакций и среди них — рефлексов.

То, что рефлекторное действие обнаруживает целенаправленность, больше не является аргументом в пользу участия в этом действии психического процесса, не говоря уже о существовании какого-либо диктата «выбора» или «воли». В свете дарвиновской теории всякий рефлекс должен быть целесообразен. Мы исключаем при этом всякие признаки телеологии. Общеизвестно, что естественные науки раньше разрешают вопрос «как?», нежели «почему?». «Почему?» предполагает знание вещей, которые лежат сегодня еще настолько далеко за пределами человеческого опыта и понимания, что самопожертвование в отношении желания постичь его не только разумно, но, с объективной точки зрения, необходимо. Однако этот вопрос может быть поставлен как в форме более скромной, так и в более общей и претенциозной.

В позднейших работах по вопросу о рефлекторных реакциях уверенно говорилось о целенаправленности рефлексов, которые

в них описыва
показывают, к
рефлекса как
существующей
непрерывно.
изгнанию это
дателя, которо
логические р
подвергались

Споткнувшись
во всем, что ка
тивных описа

Толчок, ко
способления п
щаемый в обл
ваться в качес
направлении
щие, что нов

Бесконечны
бительных реа
дователя. Зна
значению опр
чение этого дл
ция не может
пока он не вы

Говоря во
всякого рефл
отношении ор
щие его усло
поводу таких
жений, как «в
растительным
необоснованн
кой-то степен
назначение, ч
правлениях, п
жающей сред
Однако выра
и без подобн
количество ор

1 Эта идея
исследованиях
тах Эрлиха, в е
ликоленных ис
широко он про
тельном исслед
wart», а также в

в них описывались. Выражения, в которых эти работы изложены, показывают, что главный интерес авторов исходил из понимания рефлекса как проявления некоего осведомленного начала, присутствующего в организме, в любом виде, но присутствующего непременно. Прогресс знаний все более и более способствовал изгнанию этого антропоморфического отражения самого наблюдателя, которое проецировалось на объект его наблюдения. Телеологические рассуждения, сопровождавшие подобный подход, подвергались все большей и большей критике.

Споткнувшись на этом пути, физиологи стали весьма осторожны во всем, что касалось целесообразности, оставаясь на чисто объективных описательных позициях.

Толчок, который получила биология со стороны теории приспособления под влиянием естественного отбора, так сильно ощущаемый в области морфологических наук, только начал сказываться в качестве стимула развития в физиологии. Однако в этом направлении начинают накапливаться факты, свидетельствующие, что новый период уже начался.¹

Бесконечные возможности организма как поля для приспособительных реакций становятся все более доступными для исследователя. Значение рефлекса нуждается в объяснении, подобно значению определенной окраски насекомого или цветка. И значение этого для физиологии состоит в том, что рефлекторная реакция не может быть понята и объяснена физиологом до конца, пока он не выяснит назначение этой реакции.

Говоря вообще, мы должны указать, что окончательная цель всякого рефлекса — способствовать тому, чтобы в определенном отношении организм более совершенно подчинял себе окружающие его условия. Нередко приходится слышать обвинения по поводу таких общепринятых в биологической литературе выражений, как «низший» и «высший», в их применении к организмам, растительным и животным. Такого рода обвинения представляются необоснованными, если имеется в виду, что низший организм в какой-то степени менее совершенно осуществляет свою цель или назначение, чем это делает высший организм, или что в тех направлениях, в каких осуществляется взаимодействие его с окружающей средой, он приспособлен меньше, чем высший организм. Однако выражения «низший» и «высший» могут употребляться и без подобного рода оговорок. В ходе эволюции значительное количество организмов приспособилось к окружающим условиям

¹ Эта идея постоянно присутствует как подтекст во многих последних исследованиях в области экспериментальной патологии, в особенности в работах Эрлиха, в его гипотезе «антител». Тот же принцип можно усмотреть в великолепных исследованиях Бейлисса и Старлинга. Наиболее отчетливо и широко он проводится в работах Чермака [298a], в особенности в замечательном исследовании «Das Anpassungsproblem in der Physiologie der Gegenwart», а также в сообщениях Икскуля из области физиологии беспозвоночных.

таким образом, что овладели этими условиями более разносторонне и разнообразно, чем другие. В этом смысле одни организмы выше, другие ниже. В этом смысле человек — наивысший организм. И если эволюция представляет собой процесс постепенный и более или менее непрерывный, то очевидно, что высшая форма окажется наиболее поздней формой. Эта последовательность ступеней лестницы животного мира нигде не отразилась с такой отчетливостью, как в нервной системе — в ее функции как интегрирующего начала индивида. Чем разнообразнее и совершеннее реакции, осуществляемые организмом при воздействии окружающего мира, тем более сложной будет вся совокупность рефлексов, каковой организм является, отражая сложность окружающего мира более совершенно, чем это способны сделать рефлекторные комплексы, составляющие низшие организмы.

Очевидно поэтому, что изучение рефлексов как приспособительных реакций подразумевает реакции двух категорий. Силами интактной нервной системы реакции различных ее отделов, простые рефлексy, всегда комбинируются в крупные согласованные комплексы или действия, которые, следуя одно за другим, составляют в этой своей последовательности то, что можно обозначить термином «поведение» (Ллойд Морган) индивида как целого. В нашу задачу не входит объяснение внутренней сущности целей (приспособлений), которые можно выделить в составе общих реакций, составляющих поведение животного как социальной единицы в общей экономике природы. Доля нашего участия в этой проблеме скромнее. Рассматривая животное как машину в действии, можно выделить из его общего поведения отдельные составляющие элементы, которые, соответственно, можно, хотя и искусственно, объяснить каждый в отдельности, а среди них и те рефлексy, которые мы пытались разбирать. Очевидно, мы не извлечем ожидаемой пользы из изучения какого-либо одного типа рефлексов, если не попытаемся уяснить себе ближайшего назначения его как приспособительного акта.

Если мы попытаемся всякому рефлексу приписать свойство, которое мы в этом ограниченном смысле именовали его назначением, ответом послужат данные, собранные нами главным образом на основании учета одной из особенностей наблюдаемых реакций. Одной из таких особенностей является модальность адекватного раздражения. Другими особенностями являются временные отношения и пространственные формы реакций. Надавливание на широкую поверхность нижней поверхности лапы, являющееся, по-видимому, адекватным раздражением [252] для экстензорного толчка, и кратковременное энергичное выпрямление конечности, составляющее ответную реакцию, заставляет думать, что рефлекс имеет своим назначением осуществление определенного акта в последовательности движений шагания во время передвижения животного. Последние исследования Филиппсона [309]

показывают
спсчивающ
связь щекот
раздражени
ным, насту
назначение
защиты орга
щих норм
ности, необ
среды, име

Грейингер
«либо предо
Раздражая
у него рефл
нормальное
кими движе
и др., в ту
которых сп
спины или
жение задн
воздающее
нению тела
ное отряхи
рефлекс, за
вообще гов
предохранит

Очевидно
а именно о
Части орган
первой возм
прочь от в
происходит
собна само
движения п
нальной ля
задней кон
тель; при э
гивается в
отдаленная
плеча или
редко проя
которых од
всего орган
Cometula, O
и длительно
Фредери
зующие мы

показывают, что подобный акт входит в состав рефлексов, обеспечивающих походку и галопирование собаки. Кроме того, связь щекотания, которое является, по-видимому, адекватным [252] раздражением для чесательного рефлекса, с чесательным движением, наступающим в результате щекотания, говорит о том, что назначение этого рефлекса — очищение кожного покрова с целью защиты организма от паразитов, нападающих на него и нарушающих нормальную деятельность кожи как рецептивной поверхности, необходимой для реагирования на воздействия внешней среды, имеющие более важное значение.

Грейнер [16] считал, что спинальные кожные рефлексы носят «либо предохраняющий характер, либо напоминают движения». Раздражая кожу спинального животного, весьма нетрудно вызвать у него рефлекторные движения, похожие на то, что производит нормальное животное, очищаясь и отряхиваясь. Наряду с такими движениями спинальной мухи [84], кузнечика, *Astacus* [178] и др., в ту же категорию укладываются движения, с помощью которых спинальная лягушка снимает раздражитель со своей спины или головы; движения умывания у черепахи [176], положение задних конечностей и хвоста спинальной собаки, сопровождающее рефлекторную дефекацию и препятствующее загрязнению тела животного, а также чесательный рефлекс и рефлекторное отряхивание [166a] спинальной собаки. Конъюнктивный рефлекс, защищающий роговицу, по существу кожный рефлекс; вообще говоря, спинальный рефлекс также представляет собой предохранительную реакцию.

Очевидно, можно говорить о двух типах предохранения, а именно об удалении от вредящего агента и защите от него. Части организма, способные к движению, рефлекторно пользуются первой возможностью. Лапка спинальной лягушки отдергивается прочь от вредного раздражителя, действующего на нее. То же происходит у собаки или кошки. Однако если часть тела не способна самостоятельно отдалить себя, мобилизуются защитные движения прилегающих частей. Боковая поверхность тела спинальной лягушки при ее раздражении защищается с помощью задней конечности, которая приближается и удаляет раздражитель; при этом соответствующая часть тела сама несколько оттягивается в сторону. Точно так же во время чесательного рефлекса отдаленная конечность приближается для защиты раздражаемого плеча или боковой поверхности тела. Существует сравнительно редко проявляющаяся группа рефлексов, при осуществлении которых один из органов приносится в жертву для сохранения всего организма. Так, у некоторых форм, например у *Issterias*, *Cometula*, *Ophiurus*, *Arachne*, *Carcinus*, конечность, которую сильно и длительно потянули, отрывается от туловища.

Фредерик показал, что эти действия — рефлекс, исполняемые мышечные сокращения. Подобные реакции хорошо пока-

зывают, насколько совершенно приспособлена нервная система для того чтобы обеспечивать требования организма как сложного целого, а также значение нервной системы как краеугольного камня в процессе выработки слаженности отдельных элементов, составляющих индивид.

Однако приписывать те или иные назначения отдельным рефлексам оказывается нередко трудным и произвольным делом. Степень трудности обратно пропорциональна масштабу ответной рефлекторной реакции. Небольшое движение, ограничивающееся одной конечностью, или кратковременное увеличение кровяного давления, наблюдаемые сами по себе, можно объяснить весьма по-разному, поскольку это лишь частичные реакции, которые могут входить как часть во многие, более общие реакции самого разнообразного назначения.

Когда у спинального животного вызывается слабый рефлекс, он ограничивается только фокусом, так сказать, своего поля, и, вследствие ограниченного характера проявления, значение его определить или трудно, или вовсе невозможно. В моих собственных экспериментах только наблюдение над рефлексом в разнообразных условиях его проявлений, как правило, позволяло установить его назначение. Дополнительные элементы рефлекторной реакции часто оказывались важными в отношении определения значения всей реакции в целом. В чесательном рефлексе собаки, помимо ритмических чесательных движений задней конечности, допустим правой, происходит постоянное разгибание левой задней и разгибание и приведение обеих передних конечностей. Вспомогательные компоненты рефлекса, а именно те, которые наблюдаются в трех остальных конечностях, не выполняющих чесательных движений, являются движениями, дополняющими главное движение чесания, осуществляемое правой задней конечностью. Они фиксируют позу собаки и обеспечивают устойчивость ее тела во время выполнения чесательного акта.

Во флексорном рефлексе задней конечности, вызванном болевым раздражением, например уколом или фарадическим током, отдергивается сама конечность. Это осуществляется главным образом благодаря сгибанию колена в случае слабой реакции или благодаря сгибанию и в коленном и в бедренном суставах, в случае сильной реакции. В то же время включается в реакцию и задняя конечность противоположной стороны, сначала в виде разгибательного движения, которое, однако, вскоре сменяется сгибанием, и далее в виде характерного чередования сгибания и разгибания со скоростью около двух последовательностей в секунду. Это значит, что если лапа наступает на шип, то, чтобы избежать дальнейшего повреждения, она отдергивается, тогда как соседняя задняя конечность «убегает прочь». То же происходит и с передними конечностями в том случае, если вследствие высоты необ-

ходимой спинальной перерезки они также оказываются вовлеченными в реакцию спинального животного, полностью свободного от явлений шока.

СПИНАЛЬНЫЙ ШОК

Одной из трудностей экспериментальной расшифровки значения спинального рефлекса является феномен, известный под названием «шок». «Если разделить спинной мозг лягушки каудальнее затылка, движения в конечностях исчезают на очень короткое время, после чего снова восстанавливаются. Это явление есть шок» (Маршал Холл [23]).

Столетием раньше Холла Уитт обратил внимание на то же явление, хотя не дал ему никакого наименования. В целом всякое угнетение или подавление нервных функций, наступающее вслед за механическим повреждением определенной части нервной системы и носящее временный характер, можно с полным правом обозначить как шок. Гольц рассматривал его как совокупность проявлений торможения. Из лабораторных животных у обезьяны в особенности весь комплекс проявлений спинального шока выражен с максимальной отчетливостью.

Спинальный шок, когда он наблюдается, проявляется только в каудальном направлении [183, 205]. Перерезка ниже плечевого утолщения мало или вовсе не нарушает реакции передних конечностей, хотя при этом повреждается множество проводников, проходящих в оральном направлении. Весьма яркие примеры отсутствия распространения в краниальном направлении признаков депрессии, обусловленной шоком, получены при перерезках в области нижнего края пятого шейного сегмента. При этом дыхательная активность моторных клеток диафрагмального нерва даже на короткое время почти не угнетается. На противоположной стороне ниже перерезки угнетение выражено весьма сильно. Быстрое прекращение всего потока центрипетальных импульсов, поступающих непрерывно и формирующих в мозгу сознание и подсознание (на основе импульсов из кожи, речевых органов и чувствительных окончаний мышц хвоста, конечностей, туловища и шеи, а также из внутренних органов), по-видимому, ни в какой степени не нарушает реакций головы и мозга.

После высокой перерезки шейного отдела спинного мозга шок оказывается более тяжелым, проявляясь сильнее в передних конечностях, чем в задних. В течение часа или около того трудно бывает получить любое рефлекторное движение с кожи, иннервируемой из отдела мозга, лежащего позади места перерезки, если прикладывается при этом раздражение механическое, температурное или электрическое.

Точка зрения Гольца и его школы на спинальный шок как на длительное торможение, обусловленное травматиче-

с ним раздражением, мне кажется, несостоятельна. Единственным аргументом подобного понимания предоставляется то обстоятельство, что травматический агент и последующие проявления воспалительной реакции, образование рубцовой ткани и т. д. действуют как раздражитель, вызывающий торможение, подавляющее или угнетающее рефлекторную активность прилежащих или даже отдаленных дуг центральной нервной системы.

Против этого объяснения говорят следующие факты. Во-первых, шок проявляет свое действие только в каудальном направлении. Если бы чисто раздражающее действие травмы было причиной описанных явлений, то нелегко было бы объяснить, почему нервные центры, располагающиеся поблизости от места травмы, не оказываются угнетены по обе стороны от места перерезки, например в краниальном направлении, в такой же степени, как в каудальном. Во-вторых, следующие эксперименты приводят к результатам, не укладывающимся в рамки приведенного взгляда. Если у собаки произведена полная перерезка спинного мозга на уровне восьмого шейного сегмента, наступает сильное падение общего артериального давления и вазомоторные реакции получить не удастся. Однако по прошествии нескольких дней эти нарушения в значительной степени ликвидируются, а спустя несколько недель кровяное давление, если животное находится в горизонтальном положении, оказывается практически нормальным. Если затем животное анестезировать и кураризировать, поддерживая дыхание искусственным путем, обычно оказывается нетрудно получить хорошие и часто весьма распространенные вазомоторные рефлексы в ответ на раздражение центральных концов перерезанных нервов, афферентных или смешанных, как например внутреннего берцового нерва, когда кровяное давление поднимается на 50 мм и выше (рис. 66).

Эти рефлексы на мускулатуру сосудов — чисто спинальной природы, так как спинной мозг был перерезан краниальнее грудной области. После этого, так как спинальные вазомоторные рефлексы, как правило, получают и служат показателем рефлекторной активности спинного мозга позади места перерезки, я перерезал последний еще раз сегмента на два позади от места первой перерезки. Вторая перерезка приводит к немедленному падению артериального давления, длившемуся около минуты и сменявшемуся постепенным его падением. Артериальное давление далее в моих экспериментах снижается почти до уровня, на котором оно находилось до второй перерезки. Оно не достигало уровня падения, наступавшего после первой травмы, хотя вторая травма была практически дватравмой, т. е. полным повторением первой. Если падение общего кровяного давления рассматривать как компонент, имеющий серьезное значение для спинального шока, наступающего как следствие перерезки спинного мозга в области шеи, отсутствие падения кровяного давления

после практ
травма не с
Более того,
рые обычно
можно полу
спинного м
депрессию с
исчезновени
не вызывает
васкулярной

Рис. 66
после

Сверху
в мм рт.
центр.
А

лексов, так
быть, возник
устанавлива
периферичес
То, что это
роли, доказ
тения сосуда
спинной моз
рушен.

Травма с
ром. Однак
мой как та
целости нер
одним и тем
сечение моз

после практически той же травмы должно означать, что вторая травма не сопровождается шоком, как это было после первой. Более того, рефлекторные повышения кровяного давления, которые обычно получают непосредственно перед второй перерезкой, можно получить сразу, т. е. спустя 4 мин. после второй перерезки спинного мозга. Первая травма вызывает временную глубокую депрессию спинального тонуса сосудистой системы и временное исчезновение сосудистых рефлексов. Вторая травма практически не вызывает даже временной депрессии восстановившегося тонуса васкулярной системы и прессорных сосудистых спинальных реф-

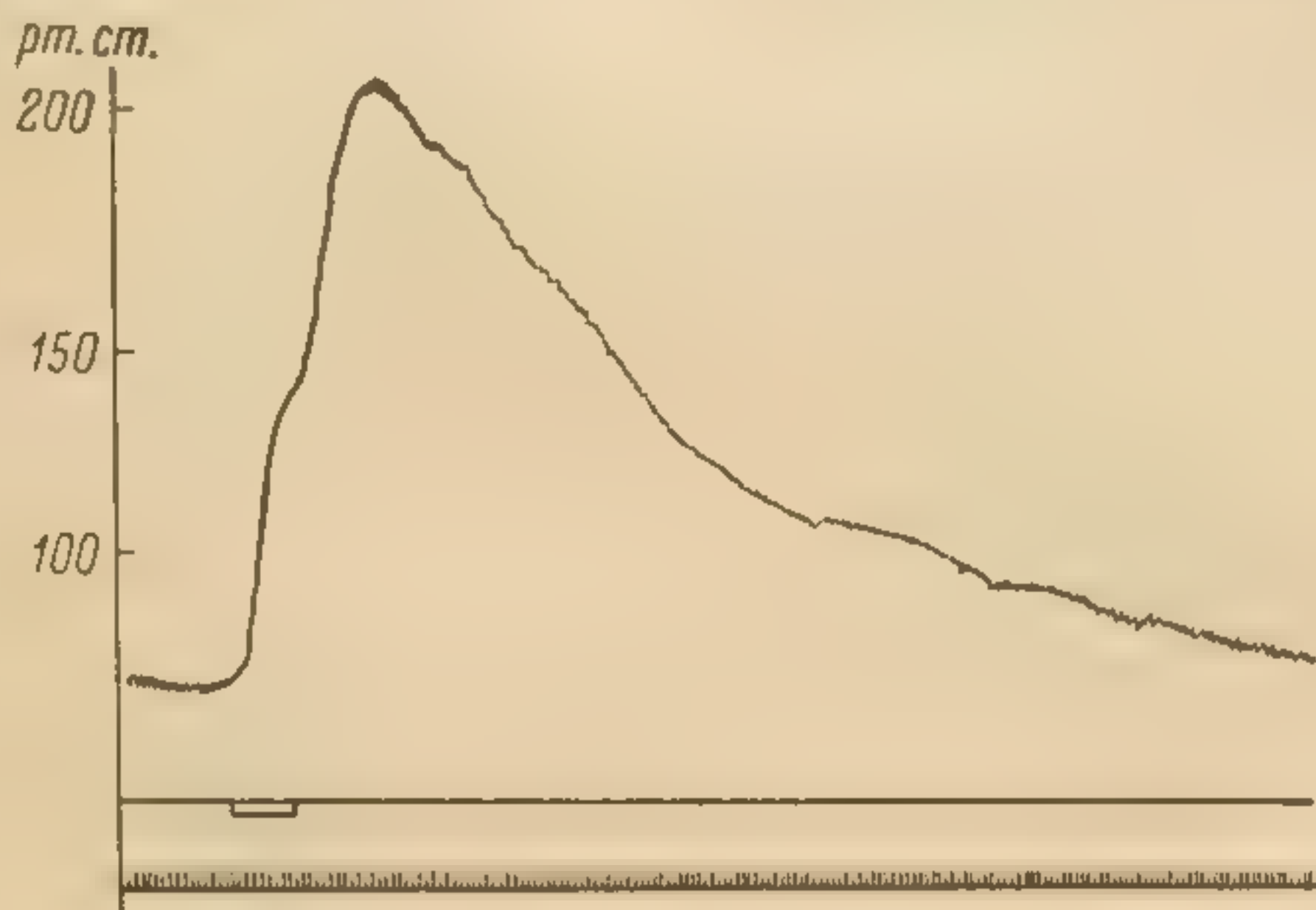


Рис. 66. Спинальный вазомоторный рефлекс. Собака. 300 дней после перерезки спинного мозга на уровне VIII шейного сегмента (хлороформ и кураре).

Сверху вниз: артериальное кровяное давление (сонная артерия), в мм рт. ст.; линия, отмечающая продолжительность раздражения центрального конца нерва пальца задней конечности; время, в 2 сек. Артериальное давление поднимается с 90 до 208 мм рт. ст.

флексов, также восстанавливающихся после первой травмы. Может быть, возникнет возражение, что механизм сосудистого тонуса, устанавливающегося после первой перерезки спинного мозга, периферической природы и локализуется вне спинного мозга. То, что этот компонент сосудистого тонуса не играет решающей роли, доказывается наступлением последующего глубокого угнетения сосудистого тонуса, наблюдавшегося в том случае, если спинной мозг в грудном отделе его не только перерезан, но и разрушен.

Травма сама по себе в первом случае так же тяжела, как и во втором. Однако в описанных экспериментах шок не обусловлен травмой как таковой. По-видимому, он зависит только от нарушения целостности нервных каналов, а это нарушение практически остается одним и тем же, будет ли сама травма относительно легкой (перерезание мозга тонким ножом) или относительно тяжелой (ушиб и

разрыв мозга с разможжением), поскольку в обоих случаях он прерывает одно и то же количество путей спинного мозга. Практически полное отсутствие признаков спинального шока после второй травмы ниже места первого поражения объясняется тем, что вторая травма весьма незначительно усугубляет тяжесть последствий перерыва нервных каналов; последние уже были прерваны во время первой перерезки, произведенной несколько более краниально, чем вторая.

Точно так же сгибательный рефлекс задней конечности, хотя последняя в значительной степени страдает от шока после пересечения спинного мозга в заднешейном или грудном отделах.

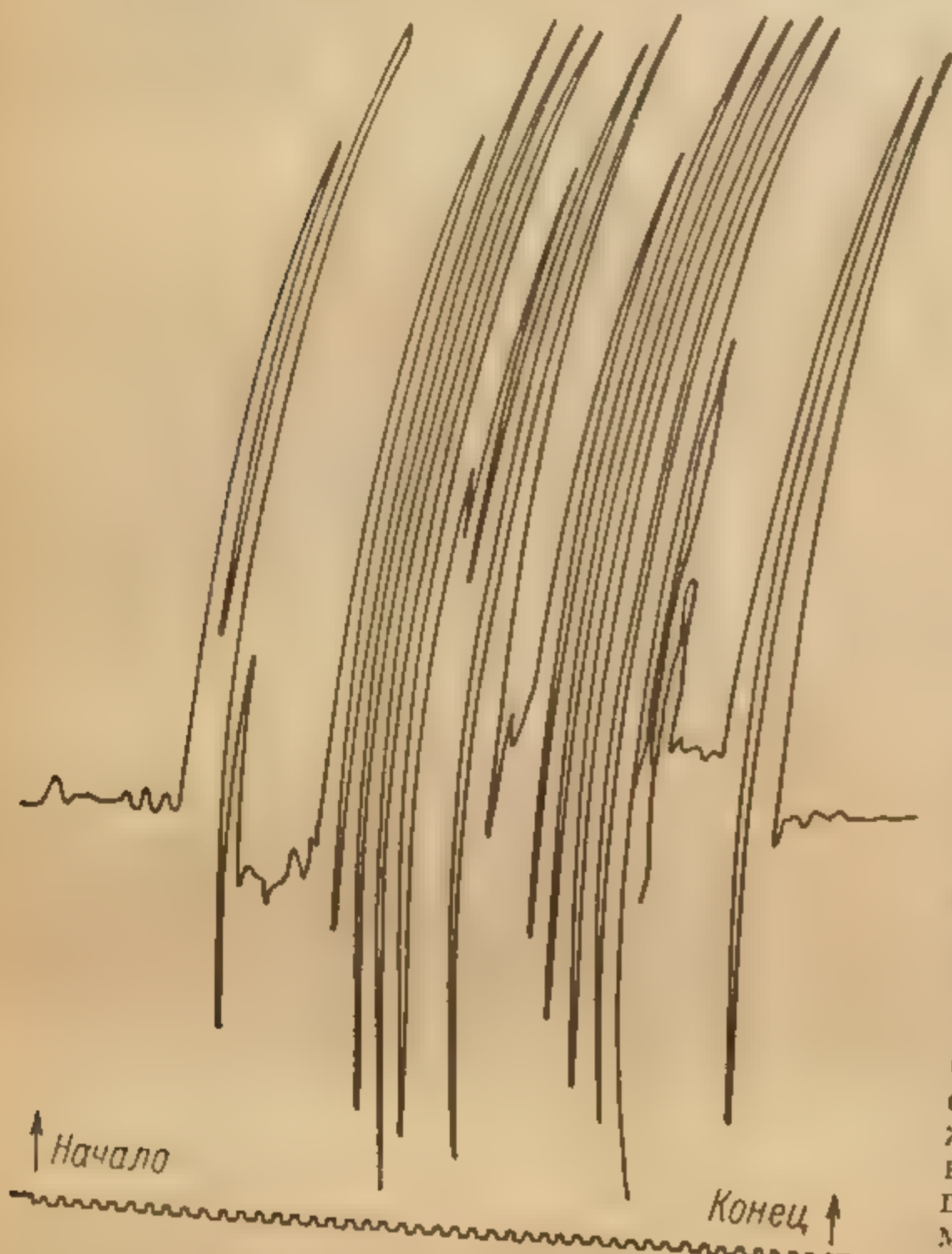


Рис. 67. Чесательный рефлекс в условиях спинального шока.

Перерезка спинного мозга шестимесячной давности. Рефлекс вызывался механическим раздражением, поскольку электрическое раздражение, характерное для шокового состояния, рефлекса не вызывает. Рефлекс появляется с опозданием, он слабо выражен и неправилен, часто выпадает, хотя раздражение продолжается. Небольшие колебания основной линии — следствие энергичного потирания кожи, необходимого для того, чтобы вызвать рефлекс, механически сооптившийся конечности, соединенной с миографом. Стрелки — начало и окончание раздражения. Время, в 0,2 сек.

восстанавливается и оказывается угнетенным лишь в незначительной степени и ненадолго после второй перерезки, произведенной позади первой. В этом случае травма также не приводит к спинальному шоку. Выраженность шока, развивающегося после травмы, пропорциональна не величине поражения, а количеству и характеру нисходящих нервных путей, которые оказываются прерванными. Широко известный эксперимент Портера [157a] на интраспинальных проводниках, направляющихся из продолговатого мозга к нейронам диафрагмального нерва, приводит нас к тем же выводам.

Остается еще один вопрос, в какой степени спинальный шок является отражением торможения. Рефлекс в период угнетения в условиях спинального шока не обнаруживает особенностей, свойственных ему в условиях, когда на него распространяется торможение, а скорее приобретает черты сходства с утомленным рефлексом. Чесательный рефлекс в условиях спинального шока

(рис. 67, 68) замедление невозможного рефлекса сгибателя спинного мозга, отношение, почти не обретенное свойством интенсивного рефлекса, которое вызывает эффект.

Рис. 68. Чесательный рефлекс в условиях спинального шока (на рис. 67), по сравнению с нормальными условиями.

Стрелка — начало раздражения, на рис. 67, по сравнению с нормальными условиями.

Состояние спинального шока, чем больше, тем больше по рефлекторной цепи, составленной из таких понятий, как зрение, между прочим (len), препятствие. Мне кажется, что травмой перерывом в спинном мозге для отдела спинного мозга, вазомоторным глубоким это обстоятельство, как: 1) го в установившемся состоянии мозга в за-

(рис. 67, 68) обнаруживает неправильность ритма, растянутые, замедленные и относительно слабые сокращения, быстрое установление невозбудимости — все особенности, характерные для утомленного рефлекса (рис. 61, 62, лекция 6). Так же обстоит дело и со сгибательным рефлексом ноги: в период депрессии во время спинального шока рефлекс слаб даже в ответ на сильное раздражение, относительно растянут, а при прекращении раздражения почти не обнаруживает продолжительного последствия, которое свойственно ему в другое время; он также оказывается истощенным гораздо скорее, чем в нормальных условиях. Во время интенсивного спинального шока чесательный рефлекс вообще перестает вызываться электрическим раздражением, хотя он еще может быть получен при потирании кожи. Это указывает на большую эффективность раздражений, близких к адекватным.

Рис. 68. Чесательный рефлекс в условиях спинального шока (как на рис. 67), но вызванный в состоянии еще более глубокой депрессии в условиях спинального шока.

Стрелка — начало механического раздражения, наносимого в целях получить рефлекторную реакцию. Раздражение продолжалось в течение всего периода времени, изображенного на рисунке. Время, в 0.2 сек.



Состояние спинальных рефлекторных дуг в условиях спинального шока больше напоминает явления общего спинального утомления, чем торможения. Оно затрудняет процессы проведения по рефлекторным дугам, что видно по разрядам конечных нейронов. Это говорит о нарушении связей между звеньями нейронной цепи, составляющей дугу, о дефектности передачи в синапсе. Такое понимание природы нарушений хорошо согласуется с точкой зрения Монакова [241], считавшего, что диэнцефал наступает между проводящими клетками (по его терминологии — Schaltellen), препятствуя их нормальной связующей функции.

Мне кажется поэтому, что спинальный шок не обусловлен ни травмой, ни в основном явлениями торможения. Он обусловлен перерывом проходящих в каудальном направлении проводников в спинном мозгу. Какие именно это проводники, является вопросом для дальнейших исследований. После перерезки шейного отдела спинного мозга, отделяющей последний от бульбарного отдела вазомоторного центра, это явление может быть объяснено неизбежным глубоким падением общего артериального давления. Однако это обстоятельство не может являться основной причиной, так как: 1) голова не принимает участия в шоке, хотя и участвует в установлении низкого давления; 2) после перерезки спинного мозга в заднегрудном отделе дистальнее поражения проявления

шока не менее выражены, чем после перерезки в шейном отделе. Хотя кровяное давление при этом не падает; 3) после перерезки мозга кпереди от бульбарного вазомоторного центра, но каудальнее моста кровяное давление не восстанавливается при выраженных явлениях шока.

Шок у обезьян выражен более резко, чем у других лабораторных животных. Это может говорить в пользу церебрального происхождения нарушаемых путей. Однако удаление полушарий не вызывает ничего, что могло бы напомнить глубокую спинальную депрессию, характерную для перерезки мозга позади моста. Значительно более тяжелый характер депрессии в последнем случае указывает на наличие влияния в каудальном направлении, исходящего из каких-то ядер системы моста или среднего мозга и, возможно, осуществляющегося с больших крапчатых рецепторов слухового лабиринта и глаза, усиливаемого импульсами самого спинного мозга. Значительное влияние на спинальные центры со стороны крапчатого механизма в этой области и участие лабиринта уха показал Эвальд [137], предложивший термин «тонус лабиринта» для рецепторов восьмого нерва. Значительная тяжесть шока у обезьян согласуется с наличием высокого уровня развития функции данного аппарата у этих животных, наделенных способностью к таким разнообразным движениям скелетных мышц.

У обезьяны и у человека шок протекает не только особенно тяжело, но и особенно длительно. Изоляция отделенного спинного мозга от влияний, которые обычно осуществляли на него центры, расположенные выше места перерезки, может обусловить изменения трофики спинальных клеток, «изоляционную дистрофию» [183], проявления которой заключаются, может быть, в нислевском хроматолизе. Эта изоляционная дистрофия, наступающая вслед за развитием шока, способствует увеличению длительности шока и в какой-то степени длительности и необратимости депрессии.

Перерезка спинного мозга у обезьяны сопровождается более длительным, чем у других лабораторных животных, шоковым состоянием, в котором, по моим соображениям, участвует и изоляционная дистрофия. Результаты моих исследований на обезьянах в противоположность данным других авторов, но в согласии с наблюдениями Бастiana [129], Баулби [131a] и Брунса [140] показывают, что типичные проявления шока после перерыва спинного мозга у них те же, что и у человека. Так, я наблюдал, что коленный рефлекс не вызывается в течение месяца или около того после перерезки у обезьяны спинного мозга в середине грудного отдела, тогда как у кролика он вызывается обычно уже спустя 10 или 15 мин. после перерезки.

Интересно, что спинальный шок проявляет свое действие на тех тканях, которые страдают, если синаптическая первная

система оказывается поврежденной, а именно на скелетных мышцах. Там, где имеется примитивная диффузная нервная система в виде нервной сети, например в мускулатуре внутренних органов и сосудов, ни спинального шока, ни атрофии после перерезки спинного мозга не наступает. В скелетных мышцах вертебральных рефлекторных реакций у спинальной собаки, у которой ежедневно вызывались у других собак, им исследованных. Органы, на которые действие шока сказывается меньше всего, это те органы, которые в меньшей степени страдают после рассечения спинного мозга.

Более глубокая депрессия у высокоорганизованного животного по сравнению с низкоорганизованным после того, когда оно стало спинальным, представляется мне [194] существенным фактом с той точки зрения, что у животных с более высокой организацией в большем объеме, чем у низших, церебральные чувствующие системы определяют деятельность органов движения особи.

Спинальный шок не распространяет своего действия в одинаковой степени на все рефлексы. Полицентрические рефлексы страдают относительно мало. У собаки после перерезки спинного мозга в заднем отделе шейной области рефлексы, воздействующие на мышцы задней конечности, оказываются угнетенными менее сильно и менее длительно. Так, флексорный рефлекс и чесательный рефлекс угнетены меньше, чем экстензорный толчок. Этим можно объяснить, почему определенное число наблюдателей не видели гомонимного рефлекса разгибания у спинальных млекопитающих. Перекрестный разгибательный рефлекс, являющийся частью обширного рефлекса, главный компонент которого — гомонимное сгибание, высвобождается из-под влияния спинального шока раньше, чем экстензорный толчок.

Существует вариативность в той последовательности, в которой различные спинальные рефлексы высвобождаются из-под влияния спинального шока у собаки. Иногда чесательный рефлекс восстанавливается одновременно со сгибательным рефлексом. Хотя обычно в задних конечностях спинальной собаки разгибательной ригидности не наступает, у некоторых собак она все же встречается. Конечности удерживаются в разогнутом положении (коленный и голеностопный суставы в такой степени сильно, что его трудно изменить торможением, сопровождающему появление сгибательного рефлекса при раздражении лапы). Нетрудно показать, каким образом это получается. Некоторые случайные обстоятельства, предопределяющие наличие пассивного положения конечностей в течение первых дней после нанесения поражения, влияя на взаимодействие восстанавливающих свою деятельность спинальных дуг, могут обусловить появление необычных рефлексов на конечностях. Далеко не редким является различие в общей картине рефлексов на правой и левой конечностях (в особенности

на спинальных обезьянах), даже если перерезка спинного мозга первоначально вела к совершенно симметричным поражениям. Подобная неравномерность или неодинаковость спинальных рефлексов справа и слева не является доказательством асимметричности поражения спинного мозга. Привходящие обстоятельства оказываются достаточными, для того чтобы усугубить незначительное различие рефлексов на двух конечностях одного и того же животного, у которого эти рефлексy на каждой конечности время от времени несколько изменяются по величине и соотношению друг к другу (Левандовский).

ЛОКАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕФЛЕКСОВ

Л о к а л и з а ц и я раздражения играет значительную роль в определении природы вызванного рефлекса. Это влияние локализации раздражения на данное рефлекторное движение являлось стороной, наиболее основательно исследовавшейся в науке о рефлекторных реакциях и принесшей значительное количество прямых наблюдений в отношении «целенаправленного» характера спинальных рефлексов.

Правило пространственной близости,² приведенное выше, частично является выражением влияния этого фактора. Многие из того, что упоминалось в отношении широкой иррадиации, представляет новую иллюстрацию его влияния. Хотя значение локализации раздражения, вообще говоря, велико, оно не выступает с достаточной очевидностью, если речь идет о незначительных различиях в локализации раздражения в пределах более или менее однородного рецептивного поля или области. Однако и в этих условиях рефлексy не являются вполне идентичными [183]. У спинальной обезьяны раздражение паружного края подошвы вызывает дорсальное сгибание в голеностопном суставе, в котором перопеальные мышцы принимают большее участие, чем в случае сгибания, вызванного с внутреннего края подошвы, когда преимущественно сокращается передняя тиббиальная мышца, вызывая некоторую инверсию лапы. У лягушки раздражение кожи дорсальной поверхности колена или соответственно вентральной поверхности также вызывает сгибание в бедренном, коленном и голеностопном суставах, однако в первом случае лапа несколько вывернута наружу, во втором — внутрь. Мы должны допустить, что центрипетальные импульсы, хотя они и не ощущаются, обладают, однако, если заимствовать терминологию у психологов, локальным признаком. У медузы, которая в силу своих локали-

² Правило пространственной близости дает возможность объяснить многие из незначительных различий, которые наблюдаются между сходными в основных чертах движениями, как проявление тенденции мышц, находящихся в непосредственном соседстве с раздражаемой кожей, реагировать с большей интенсивностью. То же наблюдается и в чесательном рефлексe.

зующих рефле
1) при отклон
песочных, и
красивейшей
calux наносит
к этой точке,
первую точку
заставить ма
жаемых точек
должна посл
щаться сначала
лись раздраж
раздражаемой
ции, хотя дви
силось раздр
вается пони
Drosere [62] и
раздражения
нижней пове
ного раздра
из ног, она
не отпускать
удерживающ
декапитации
них лапок, и
совершенно
передние ла
чтобы почист
оказывается
положной с
узлы, котор
резапа [185]
сечения пес
живающей
слова, ввол
делены на п
дует выдели
жения; 2) г
вых и подв
и 3) в нек
в отдалени
Рассматрив
менте угаса
ков. Так, у
рта, следов
каудальнее
ной тела, и

зующих рефлексов носит название *Tiaropsia indicans* [72], manip-
brum отклоняется по направлению к раздражаемому участку
nectocalyx, и кончик его точно подводится навстречу также со-
кратившейся части nectocalyx. Если на какую-либо точку necto-
calyx нанесено раздражение и, пока manipbrum приближается
к этой точке, раздражается другая точка, то manipbrum оставляет
первую точку и передвигается ко второй. Таким образом, можно
заставить manipbrum последовательно указать целый ряд раздра-
жаемых точек. После серии таких раздражений manipbrum про-
должает последовательно, в течение некоторого времени обра-
щаться сначала к одной, затем к другой точке, на которые нанесены
раздражения [72]. Разрез между основанием manipbrum и
раздражаемой точкой колокола нарушает способность локализа-
ции, хотя движение в направлении квадранта колокола, где нанесено
раздражение, сохраняется. Точность локализации оказы-
вается пониженной. Реакция напоминает нагибание щупалец
Drosere [62] в направлении, необходимом для достижения места
раздражения листа. Обезглавленная пчела жалит в направлении
нижней поверхности тела, почти точно попадая в место нанесен-
ного раздражения [178]. Если у спинального рака зажать одну
из ног, она сгибается и отдергивается, а если ногу продолжать
не отпускать, все остальные ноги окружают ее и отталкивают руку,
удерживающую конечность [79a]. Мушка желтого клевера после
декапитации поднимается на ноги, очищая крылья с помощью зад-
них лапок, и чистит свои «три пары ног, потирая их друг о друга
совершенно определенным образом, приподнимая также свои
передние лапки, тщетно рассчитывая найти собственную голову,
чтобы почистить и ее» [84]. Однако у *Astacus* точность локализации
оказывается в значительной степени нарушенной на противо-
положной стороне, если поперечная комиссура, соединяющая
узлы, которые более непосредственно связаны с реакцией, пере-
резана [185]. Это напоминает последствия тангенциального пере-
сечения nectocalyx у *Tiaropsis*. В рефлекторной реакции, обнару-
живающей локальные признаки в вышеустановленном смысле
слова, вовлеченные афферентные импульсы могут быть подраз-
делены на несколько групп по источнику их происхождения. Сле-
дует выделить: 1) группу импульсов, возникших в месте раздра-
жения; 2) группу, составляющие которой начинаются в двигатель-
ных и подвижных органах, рефлекторно приведенных в действие,
и 3) в некоторых случаях группу раздражений, возникающих
в отдаленном участке тела, к которому направлено движение.
Рассматривая эту последнюю группу, можно видеть в экспери-
менте угасание ее проявлений без ослабления локальных призна-
ков. Так, у *Astacus* [79a] после перерезки нервных путей позади
рта, следовательно, когда задняя половина тела, расположенная
каудальнее рта, утрачивает все нервные связи с передней полови-
ной тела, пища, вкладываемая в клешни задней половины орга-

низма, продолжает еще подноситься точно ко рту, хотя он может и не принять подносимый кусок. У кузнечика [178a] после эксти- пации супра- и инфразофагальных ганглиев (весь мозг) передняя нога оказывается вытянутой и обычным путем ловит антенны, после чего осуществляются обычные движения очищения усика, хотя он полностью лишен иннервации вследствие разрушения мозга. Рассматривая вторую из упомянутых выше групп афферентных импульсов, Геринг [162] сделал интересное наблюдение, установив, что умывательный рефлекс спинальной лягушки, которая приближает лапку к месту, где было нанесено раздражение на дорсальной или перинеальной поверхности кожи, выполняется с большой точностью после перерезки афферентных спинальных корешков всей конечности. Точно так же бульбо-спинальная лягушка приближает передние конечности к морде, если последняя раздражается после перерезки афферентных корешков передней конечности. Я наблюдал чесательный рефлекс без видимых признаков нарушений в отношении направления или ритма, хотя все афферентные корешки задней ноги, осуществляющей чесательное движение, были перерезаны. Следовательно, наиболее существенным афферентным звеном этих спинальных рефлексов в смысле локальной характеристики является афферентный канал, направляющийся от начала рефлекса.

ПСЕВДОАФФЕКТИВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Если мы обратимся к рефлекторным реакциям, вызванным действием ноцицептивных раздражений кожи, но имеющим в качестве афферентной сферы более широкий круг рефлекторных дуг, а следовательно, и более обширный механизм рефлекторной реакции, рефлекторная ответная реакция, может, по-видимому, более определенно указывать на назначение рефлекса.

Если у кошки, находящейся под глубоким хлороформным наркозом, удаляются большие полушария и часть таламуса, то после окончания наркоза можно наблюдать большое количество двигательных реакций на фоне децеребрационной ригидности. Среди этих реакций имеется несколько миметических движений, имитирующих проявления некоторых аффективных состояний. Эти «псевдоафферентные» рефлексы (Вудворт и я [275]) могут помочь в попытке выяснить, с какими путями в спинном мозгу связано проведение импульсов, которые, будь головной мозг интактным, обусловили бы появление ощущения боли. Поиски такого пути, в частности его кожных источников, есть поиски не менее специализированного пути, чем путь любого вида чувствительности.

Пересечение мозга млекопитающего на уровне среднего мозга нейтрализует нервный механизм, играющий роль в развитии аф-

ферентных психозов. При этом, однако, остается интактным рефлекторный двигательный аппарат, деятельность которого обычно принимается за выражение внутренних ощущений. Если внешне выражение налицо, можно полагать, что при наличии мозга имеются и ощущения. Боль является психическим компонентом защитного рефлекса. Поэтому поперечная перерезка спинного мозга, приводящая к устранению выразительных проявлений в ответ на раздражение, которое до этого таковые вызывало, будет нами рассматриваться как фактор, который при интактном мозге обусловил бы аналгезию в ответ на действие этого раздражения. Даже без такого допущения ясно, что подобное повреждение может быть использовано в целях определения характера проводящих путей ноцицептивных реакций. Спинальный путь, осуществляющий передачу этих раздражений в краниальном направлении, может быть поэтому обозначен не только как восходящий путь, но, учитывая характер ответной реакции, как восходящий путь для ноцицептивных реакций.

Рефлекторный эффект, который мы наблюдали, характеризовался следующими особенностями: диагональными циклическими движениями конечностей, какие осуществляются при передвижении животного поворотом головы и шеи по направлению к раздражаемой точке; открыванием рта, вытягиванием губ и языка; движениями вибрисс; щелканием челюстей; опусканием головы, поднятием век; расширением зрачка; раздраженным (в некоторых случаях жалобным) рычанием и попутно с перечисленным временным повышением артериального кровяного давления. Эти реакции появляются не только все сразу, но в отдельных случаях и по одной или в виде комбинации лишь нескольких из них. Наиболее часто наблюдаются движения вибрисс, открывание рта с вытягиванием языка и опускание головы; однако эти движения, интенсивные и энергичные в отдельных случаях, никогда не достигают степени выраженности, свойственной агрессивной или оборонительной реакциям. Характерной особенностью недостаточной эффективности этих движений является их кратковременность. Движение, даже достаточно сильное и быстрое, очень скоро иссякает, лишь в некоторых случаях сопровождаясь слабыми повторными движениями, каждое из которых слабее и короче предыдущего. Таким образом, движения головы могут осуществляться три или четыре раза в ответ только на одно раздражение, равно как и го- лосовая реакция может повторяться в виде прогрессивно ослабевающих проявлений около минуты.

Наш метод заключался в сравнении с помощью описанной выше реакции результата действия двух раздражителей, расположенных симметрично, но наносящихся последовательно на каждой стороне тела после односторонней перерезки или повреждения спинного мозга впереди от места вступления нервного пути, который раздражался.

После односторонней перерезки на уровне 13-го грудного сегмента псевдоаффективная реакция была получена при раздражении каждого ствола седалищного нерва, причем она была более энергичной и быстрой при раздражении нерва на стороне перерезки: с этого нерва реакция получилась также при более слабых раздражениях электрическим током. Это показывает, что восходящий путь, используемый импульсами, вызывающими затем голосовую или другие псевдоаффективные реакции и берущий начало в задней конечности, частично прямой, а частично перекрещенный, причем перекрещенных волокон больше, чем неперекрещенных. Основываясь на наших экспериментах, мы можем исключить дорсальный спинальный столб в качестве главного проводника. Перерезка обоих дорсальных столбов не вызвала заметных различий в реакции на раздражения, так же как их фарадизация.

При перерезке половины спинного мозга противоположной стороны срединная часть вентрального столба иногда повреждалась; такое увеличение повреждения не вело к исчезновению реакции. В одном случае все серое вещество обеих половин спинного мозга на вскрытии было сильно отечным и пропитанным излившейся из сосудов кровью на уровне перерезки и на несколько миллиметров выше и ниже этого уровня. Следовало ожидать, что соответствующий отдел мозга окажется в значительной мере, если не полностью, выключенным из функции. Однако псевдоаффективные реакции остались весьма живыми.

Поэтому, если ни дорсальный, ни вентральный столбы и ни серое вещество не содержат путей для проведения ноцицептивных (алгезия) раздражений, последние могут проводиться только в боковых столбах. Это заключение подтверждается прямым экспериментом. После перерезки только одного бокового столба псевдоафферентная реакция может быть получена с любой боковой половиной, позади от места повреждения; после пересечения бокового столба противоположной стороны исчезают все псевдоафферентные реакции с обеих половин мозга ниже места пересечения. Возможно, что в задних грудных и в поясничных сегментах этим восходящим путем является путь, трактованный Фрелихом и мною [222] как тормозящий ригидность трицепса плеча децеребрированной кошки в условиях прямой фарадизации.

Из наших наблюдений мы заключили, что: 1) латеральный столб содержит восходящий путь спинного мозга, состоящий из ноцицептивных (алгезия) дуг; 2) каждый боковой столб проводит эти импульсы от обеих половин тела, в несколько большем объеме от противоположной стороны; 3) это справедливо для всех дуг, несущих импульсы от кожи, мышц или внутренних органов.

Примечательно, что «хлороформный», или «эфирный крик», т. е. своеобразная голосовая реакция, которая наблюдается у человека и у животных во время определенных стадий анестезии, часто отмечалась и у децеребрированных кошек в условиях дли-

тельной анестезии после децеребрации. Этот род вокализации не обязательно говорит о несовершенной анестезии или о сохранении какой-то степени сознания, поскольку у наших животных весь большой мозг и промежуточный мозг были уже удалены, когда применение наркотика еще вызывало голосовую реакцию.

Плач у гемицефальных младенцев также интенсивен и носит тот же характер, даже в случае полного отсутствия большого и среднего мозга (Штернберг и Лацко [267]). Эти недоразвитые дети, по-видимому, реагируют так же, как и нормальные дети того же возраста, на раздражения, которые, если судить по ощущениям взрослых, носят неприятный характер. Они плачут, стонут, морщат рот и отворачивают голову. Оттягивание углов рта и нижней губы книзу, по-видимому, обозначает ощущение боли; надувание губ — мимическое движение, свойственное также молодым гориллам, шимпанзе и макакам, по-видимому, указывает на ощущение неудовольствия. Нотнагель и другие склоняются к мнению, что первые центры мимических движений локализируются в таламусе. Только что приведенные эксперименты на животных и наблюдения на гемицефальных детях, по-видимому, не подтверждают этого. Однако следует вспомнить, что существуют различные степени сложности мимической активности, и одни движения оказываются филогенетически более древними, чем другие. Врожденные движения следует отличать от приобретенных. Мимика ребенка отличается от мимики взрослого. Последняя может зависеть от таламической области; для значительной части мимических движений ребенка, по-видимому, ни передний мозг, ни средний не являются необходимыми. У децеребрированной кошки мы не в состоянии вызвать мимических выражений, какие могли бы получить в качестве выражения приятных ощущений, если бы мозг оставался на месте.

Никогда, например, не вызывается мурлыканье, хотя противоположная по характеру реакция (ворчание) получалась весьма легко. Децеребрированные собаки, наблюдавшиеся Гольцем [135], отвечают почти на все виды кожных раздражений рычанием, напоминающим рычание раздраженной собаки. Так, они рычат, когда их поднимают в клетке, для того чтобы накормить. При этом ни в одном случае не было отмечено какого бы то ни было проявления удовольствия. По-видимому, центры боли лежат ниже, чем центры удовольствия. Насколько я был в состоянии судить на основании литературных источников и экспериментов коллег, боль неизвестна или по меньшей мере не типична в качестве ауры при корковой эпилепсии. Ни одна из областей коры не может считаться областью, где локализуется ощущение боли. Подобные негативные данные представляют, вероятно, исключительный интерес для сторонников старого взгляда, представленного в последних работах Шопенгауэра, что удовольствие есть отсутствие боли.

СОМАТИЧЕСКОЕ ОТРАЖЕНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

Некоторые реакции являются нейтральными или лишенными аффективной окраски, в то время как другие — весьма сильно окрашены в такие тона. Развитие этих последних тесно связано с происхождением более грубых эмоций. Интерес с физиологической точки зрения привлечен именно к этим эмоциональным состояниям, поскольку для них характерны вполне определенные и хорошо известные реакции некоторых органов. То обстоятельство, что активация первых дуг, регулирующих деятельность органов грудной и брюшной полостей и кожи, придает тот или иной характер феномену эмоции — общезвестная истина уже с незапамятных времен.

Этому соматическому отражению эмоций в течение последних лет отдельные авторы приписывали существенную роль в механизме возникновения самого эмоционального состояния в случаях некоторых более примитивных эмоций. Вместо взгляда, что эмоциональное состояние начинается, как полагает Ладд [213], «как некая нервная буря в головном мозгу, которая, спускаясь, вызывает возбуждение, приводящее к энергичной деятельности внутренних органов и сосудистых областей, обуславливая, таким образом, вторично участие органического компонента, предложенный взгляд на церебральные и психологические процессы, составляющие эмоции, как на вторичные явления, следующие за непосредственной рефлекторной реакцией сосудов и внутренних органов, внезапно приведенных в возбужденное состояние в ответ на раздражение определенного характера».

Из точек соприкосновения психологии и физиологии одна находится в области феномена эмоции. Эмоции основаны на восприятии чувств; точно так же познание основано на восприятии perceptions и может рассматриваться почти как чувствование, обусловленное не только простым ощущением, но целой группой или последовательностью идей. К таким сложным идеям эмоция относится так, как чувствование к определенным видам простых восприятий. Это приобретает специальный физиологический интерес, когда касается определенных висцеральных реакций, связанных с эмоциональными состояниями.

Сердце, кровеносные сосуды, дыхательная мускулатура и секреторные железы принимают особое и характерное участие в различных эмоциональных состояниях. Эти висцеральные органы, хотя и не участвуют непосредственно в общей совокупности психических процессов, в широкой степени затрагиваются процессами эмоционального порядка. Отсюда многие описательно-метафорические выражения, пословицы, названия: «сердце лучше головы», гнев «разливается в груди», «Ричард Львиное Сердце». Декарт был первым, кто приблизил эмоции к мозгу. Даже в последнем столетии Биша [9] писал: «Мозг — седалище познания

и никогда не оказывается под влиянием эмоций, единственным обиталищем которых являются внутренние органы». Однако в наших животных необходима для деятельности всякого механизма, имеющего отношение к сознанию.

Каково значение тесной связи висцеральной деятельности и эмоциональных психических состояний? К повседневной сознательной деятельности здорового индивида деятельность внутренних органов добавляет весьма мало или ничего не добавляет. Иное дело эмоциональные состояния. Восприятиями нормального сознания являются в большей степени восприятия внешнего мира, нежели восприятия микромира собственного материального «я». Однако усиление деятельности сердца, недостаточное наполнение или наоборот, переполнение сосудов кровью, побледнение кожи при испуге, краска стыда, испуг при наклоне тела (эффект Рабеле), секреция слезных желез при огорчении — все это яркие особенности в пантомиме естественных эмоций. Изменение деятельности внутренних органов является, очевидно, частью соматического выражения эмоций. Объяснение этого явления представляет собой частный случай в вопросе о выразительных движениях вообще.

Гипотеза развития предоставила новую отправную точку в изучении этого вопроса. Соматические проявления «более грубых или звериных эмоций» широко известны у человека и у высших животных. Эта точка зрения представлена в дарвиновской работе, посвященной сокращению круговой мышцы глаза во время крика. «Дети, испытывающие голод или какое-либо неприятное ощущение, громко кричат, как это делают детеныши большинства животных, отчасти взывая к родителям о помощи, а отчасти потому, что всякое значительное усилие действует успокаивающе. Продолжительный крик неизменно приводит к переполнению кровью сосудов глаз, а это в свою очередь ведет сначала к сознательному, а затем осуществляющемуся по привычке сокращению круговых мышц глаз, чтобы защитить их» [50]. Герберт Спенсер [85] писал: «Страх, если он достаточно силен, проявляется в криках, в стремлении спрятаться или убежать, в дрожи и отдельных вздрагиваниях. Именно так проявляется и неприятное ощущение страха, боязни. Подобного рода переживания обнаруживаются также в общем мышечном напряжении, скрежетании зубов и выпускании когтей, в расширении зрачков и ноздрей, в ворчании. Все это — ослабленные формы действий, которые сопровождают умерщвление добычи». Короче говоря, соматические проявления эмоций представляют собой инстинктивные действия, которые сохранились от предшествующих форм существования.

Эти проявления должны объясняться в принципе так же, как объясняются все другие инстинктивные движения. Принципиального разрыва между человеком и зверем даже в области умственных способностей не существует. Инстинктивные телесные выраже-

ния эмоций возникли, по мнению приводившихся выше авторов, как движения и положения, необходимые животному при самозащите, убежании от врагов, нападении, схватывании и т. д. Эти движения в сохранившихся формах стали символическими для определенных состояний сознания. Отсюда — понятная связь между комплексами мышечных сокращений (положение), позой животного и т. д. и эмоциональным состоянием. Однако между деятельностью внутренних органов и психическим состоянием подобная связь выражена менее отчетливо, являясь дополнительной трудностью в общем вопросе о природе эмоций.

Факт наличия связи принимается всеми, но в вопросе о ее механизме мнения расходятся. Возникает ли сначала: 1) психический компонент эмоции, а затем соответствующий ему нервный процесс вызывает активность внутреннего органа, или 2) раздражитель, который ведет к психическому проявлению, сам возбуждает параллельно нервные центры, управляющие внутренним органом, или же 3) раздражитель, который является причиной эмоционального возбуждения, воздействует на нервные центры, управляющие висцеральными органами, и уже далее их реакция вызывает общие висцеральные ощущения и вызывают ли эти последние, характеризующиеся, как мы знаем, аффективной модальностью ощущения, эмоциональные проявления в сознании? Первое из трех предположений подразумевает вторичность висцеральной реакции по отношению к реакции психической. Согласно второму — оба явления вызываются по коллатеральному принципу и возникают параллельно. Наконец, с точки зрения третьего предположения, психический процесс является вторичным, а висцеральный — первичным.

Рассмотрим сперва последнее предположение. Это именно тот взгляд, который в течение последних лет насчитывал наибольшее количество сторонников. Проф. Джеймс [124] пишет, что «распространенным взглядом на эмоции (например, горе, страх, гнев, любовь) является взгляд, что сознательное восприятие определенных явлений вызывает возбуждение, обычно называемое эмоцией, и что это состояние сознания является причиной соматических проявлений. В противоположность этому моя теория говорит, что соматические изменения следуют непосредственно за восприятием возбуждающего явления и что наши ощущения этих изменений, в то время как они происходят, являются, как каждое из соматических проявлений, каким бы оно ни было, ощущается отчетливо или смутно в момент своего осуществления.

Если читатель никогда не обращал внимания на эту сторону дела, он будет заинтересован и удивлен, узнав, насколько большое количество местных соматических ощущений он в состоянии обна-

ружить у самого себя в качестве характерных спутников различных собственных эмоциональных реакций. . . Если мы представим себе какую-либо сильную эмоциональную реакцию, а затем попытаемся выделить из нашего сознания все ощущения ее телесных проявлений, мы увидим, что у нас ничего не осталось из того «сознательного материала», из которого составляется эмоция, и что холодное и безразличное состояние интеллектуального восприятия одно, что остается после подобной операции. . . Если мне удалось бы полностью утратить ощущение собственного тела, я оказался бы выключенным из аффективной жизни, суровой и вместе нежной, и влачил бы существование исключительно познающего и интеллектуального начала».

Проф. Ланге [106а] прослеживает во всех направлениях психофизиологию эмоциональной реакции вплоть до возбуждения вазомоторного центра. Для него, как и для проф. Джеймса, эмоция является следствием, а не причиной сопутствующих реакций организма. Однако для него основой и краеугольным камнем органической реакции в физиологическом аспекте является сосудистый, и в частности вазомоторный, компонент. Эмоция является следствием вазомоторной реакции на раздражения определенного характера. Это раздражение вызывает изменения вазомоторики внутренних органов, кожи и мозга. Изменение кровоснабжения, вызванное таким образом в этих органах, ведет к изменениям их функции, что в свою очередь обуславливает появление ощущений, составляющих основное содержание эмоции. Таким образом, именно возбуждение вазомоторного центра вследствие действия раздражителя, каким бы он ни был, является основой эмоции, вызывающей далее органические проявления, которые и составляют, по мнению Ланге, описываемое явление в целом. Точка зрения проф. Серджи [152, 177] весьма близка к этому взгляду Ланге.

Взгляды Джеймса, Ланге и Серджи сходятся в том, что психический компонент эмоциональной реакции вторичен по отношению к разряду нервных импульсов в направлении сосудов и внутренних органов тела, внезапно вызванных раздражениями определенного рода, а также в том, что он зависит от реакции этих органов. Позиция проф. Джеймса в данном вопросе, однако, не полностью совпадает с позицией проф. Ланге. Прежде всего он не рассматривает вазомоторную реакцию как первичную по отношению ко всем другим органическим и висцеральным сдвигам, которые, следуя один за другим, формируют психологическую картину эмоции. И проф. Серджи, в остальном в большей степени согласный с Ланге, в этом пункте соглашается с Джеймсом. Во-вторых, проф. Джеймс в дополнение к висцеральным и сосудистым включает в число импульсов, причинно обуславливающих эмоциональную реакцию, также и моторные ощущения и центринетальные импульсы с мускулатуры. В-третьих,

он выдвигает свою теорию как теорию, применимую полностью только для наиболее общих эмоций, в качестве примера которых он приводит страх, гнев, любовь и грусть. Для Ланге и Сердженса основа для появления всех чувствований и эмоций — физиологическая, висцеральная и органическая — локализуется, по мнению первого из двух авторитетов исключительно, а по мнению второго — главным образом в вазомоторной системе.

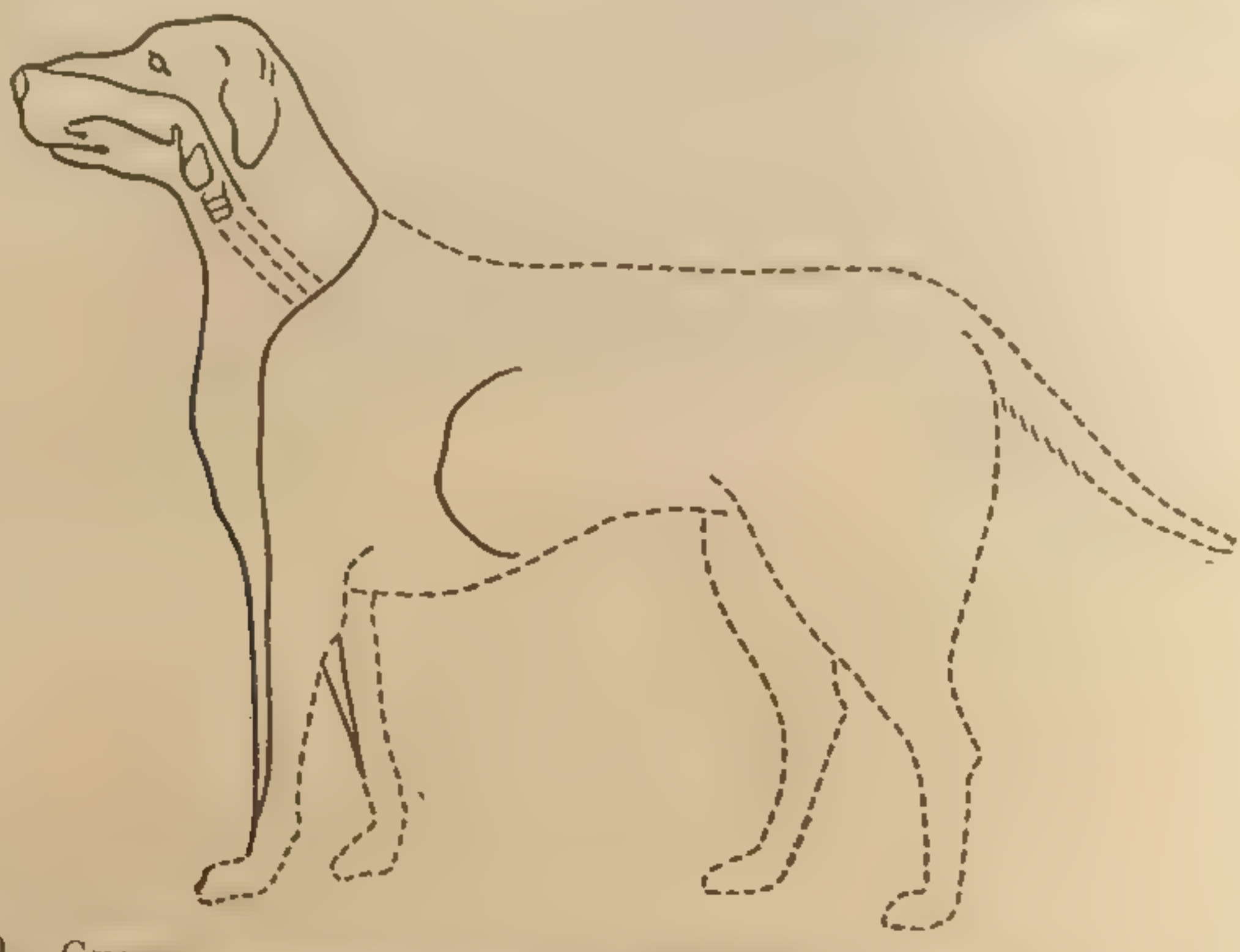


Рис. 69. Схема, показывающая величину участков, в которых сохранилась чувствительность после комбинированной перерезки (см. описание в тексте).

Сплошной линией указаны границы кожной поверхности левой половины тела с сохраненной чувствительностью, а также границы «глубокой», т. е. мышечной, суставной и т. д., чувствительности; пунктирным контуром горловины и верхнего участка пищевода обозначены границы, в пределах которых сохранена чувствительность дыхательного и пищеварительного трактов. На основании анатомических данных принималось, что трахея и пищевод были лишены всех видов чувствительности в районе этих уровней. Изогнутая линия позади грудной клетки соответствует диафрагме, как единственной мышце каудальнее плеча, сохранившей афферентную иннервацию.

Получить некоторые экспериментальные доказательства приведенной точки зрения не представляет трудностей [213а]. Соответствующая перерезка спинного мозга и вагуса немедленно и полностью устраняет импульсацию с внутренних органов, со всей кожи и со всех мышц каудальнее плеча (рис. 69). В то же время эта процедура прерывает связь с органами сознания всего циркуляторного аппарата тела. Я наблюдал собаку, у которой была проведена такая операция. Я собираюсь привести данные о животном, специально отобранном для работы вследствие своей ярко выраженной эмоциональной темпераментности. Крайне бурная в своих проявлениях по отношению к работникам лаборатории, один из которых ухаживал за нею, к некоторым другим лицам, а также к собакам, содержащимся там же, она обнаруживала и крайнюю

озлобленность. Вспышки гнева у нее отличались внезапностью. Эти проявления совпадают с одним из описаний Дарвина [50]. Помимо рычания, «уши плотно прижимались к голове и были обращены назад, верхняя губа оттянута кверху, оскалены зубы, в особенности клыки», рот несколько приоткрыт и приподнят, глаза широко открыты, зрачки расширены, шерсть вдоль средней линии спины, от самой головы и более чем до половины туловища, вставала дыбом.

Ограничения ощущающей поверхности у этого животного с помощью описанной выше операции не вызвало заметного уменьшения его темпераментности. Его гнев, радость, отвращение и испуг, если он провоцировался, выражались в прежних формах. Его радость при появлении служителя, его ярость при показывании кошки, с которой оно враждовало, оставались активными и ярко выраженными. Однако в комплексе проявлений ярости вздыбливания шерсти вдоль спины больше не наблюдалось. С другой стороны, глаза оказывались широко открытыми, а зрачки во время пароксизма ярости отчетливо расширялись. Поскольку при перерезке головной мозг изолировался от воздействий импульсов, осуществляющихся через шейные симпатические узлы, расширение зрачка могло наступать вследствие торможения влияния центра глазодвигательного нерва.

Появление посетителя, который несколько месяцев назад вызывал бурную реакцию раздражения, снова вызывало эту реакцию с типичными проявлениями ярости. Собака ни на мгновение не переставала следить за пришельцем, угрожающе ворча при этом. Кошка, с которой она постоянно враждовала, и новый обитатель лаборатории — обезьяна, приближавшиеся к будке, где помещалась собака, вызывали у нее знакомые вспышки раздражения. Ни у кого из нас не оставалось сомнения, что внезапные приступы бурной ярости вызывались по-прежнему легко. Однако ежедневно мы оказывались свидетелями прогрессивного нарастания проявлений радости и удовольствия, которые она неизменно обнаруживала при приближении служителя (при первом посещении утром) или при наступлении времени кормления, или тогда, когда он ласкал или звал ее.

Только немногие собаки, даже будучи сильно голодны, поедают собачье же мясо. Почти все отворачиваются от него с отвращением. В описываемом случае я строго воздерживался от испитания нашего животного до операции в отношении к собачьему же мясу, предложенному ему в качестве пищи. Обычное же мясо подавалось ему ежедневно в миске с молоком и собака охотно брала его. Мясо нарезалось кусочками, значительно более крупными, чем кусочки сахара, хорошо знакомые всем и употребляющиеся к чаю. Обычно эта была конина, иногда — говядина. Питание было организовано так: служитель ставил миску в углу помещения, и она наполнялась молоком и мясом, как обычно,

однако в данном опыте использовалось мясо собаки, убитой накануне. Наше животное нетерпеливо направилось к пище; оно видело, как кормились другие собаки, и проявляло все признаки голода. Морда почти полностью погрузилась в молоко, прежде чем оно внезапно почуяло там что-то нежелательное. Собака за- колебалась, вытянула морду из миски, сделала попытку вытащить кусок мяса, но вдруг задержалась и затем снова отвернулась от него.

В конце концов, после некоторого времени, в течение которого она рассматривала содержимое миски (она обычно начинала с вытаскивания и поедания кусков мяса), не прикасаясь к нему, собака отвернулась от миски и отошла на другую сторону клетки. Спустя несколько минут, подбадриваемая нашими восклицаниями, она вновь возвратилась к миске. Те же колебания между желанием утолить голод и отвращением повторялись еще раз. Затем служитель отодвинул миску, опорожнил ее, вымыл и конина, приготовленная, как обычно, и помещенная в свежую порцию молока, была снова предложена животному. Последнее еще раз приблизилось к миске и на этот раз начало поедать мясо, скоро опустошив всю миску. Принудить нашу собаку есть собачье мясо не удалось ни разу; уговаривание и ласка оказались в состоянии заставить животное еще раз взглянуть на куски мяса, но не притронуться к ним. На основании поведения собаки у всех нас создалось общее впечатление, что в собачьем мясе для нашей собаки содержалось что-то отталкивающее, что, конкурируя с ощущением голода, оказывалось сильнее его. По-видимому, в основе этого явления лежит особый запах собачины.

С точки зрения выяснения роли, которую играют полушария головного мозга в примитивных эмоциональных реакциях, было бы важно знать, сохранится ли отвращение к собачьему мясу как к пище у нашей собаки после удаления полушарий мозга. Даже примитивные эмоциональные реакции, по-видимому, предполагают участие перцепции несколько иного характера, чем перцепции, богато окрашенной в эффективные тона. Собаки Гольца [135] после удаления полушарий обнаруживали признаки голода в виде беспокойства, появлявшегося, когда наступал час их кормления. Когда к похлебке из мяса и молока прибавлялось немного хинина (горечь), куски, захватываемые в рот, тут же выбрасывались обратно. Ни уговоры и приманки, ни брань не могли изменить эту реакцию, которая продолжала осуществляться без малейших колебаний. Гольц прибавляет, что он бросил своей собственной домашней собаке такого мяса. Животное, виляя хвостом, жадно схватило кусок, после чего морда его перекосилась, оно заколебалось и удивилось. Однако, заметив поощряющий взгляд хозяина, собака проглотила мясо. Она преодолевала свое инстинктивное отвращение и тем самым, замечает Гольц, этим проявлением самоконтроля доказало интактность собственных полушарий.

Страх
шейного
ному из
прикри
грать на
ние и тр
ригмичн
У со

ставшие
свое суп
гих отно
нормальн

Рис. 70. Со
баки во вр
Запись арте
систи 41 до
ного мозга
мента. Артер
несмотря на
период вазо
На коротки
ны на сигн
индукторий
что животное
Отметка по
примерно на
лало перо в
ательности с
разм
Шкала спра
давл

ров веси
появляют
ведена в
от синал
на уровн
получной
без видим
дений [2
в период
того, как
Эти э
ображени
не и с п
последов
эмоции, с
где физис
нападени
ственным

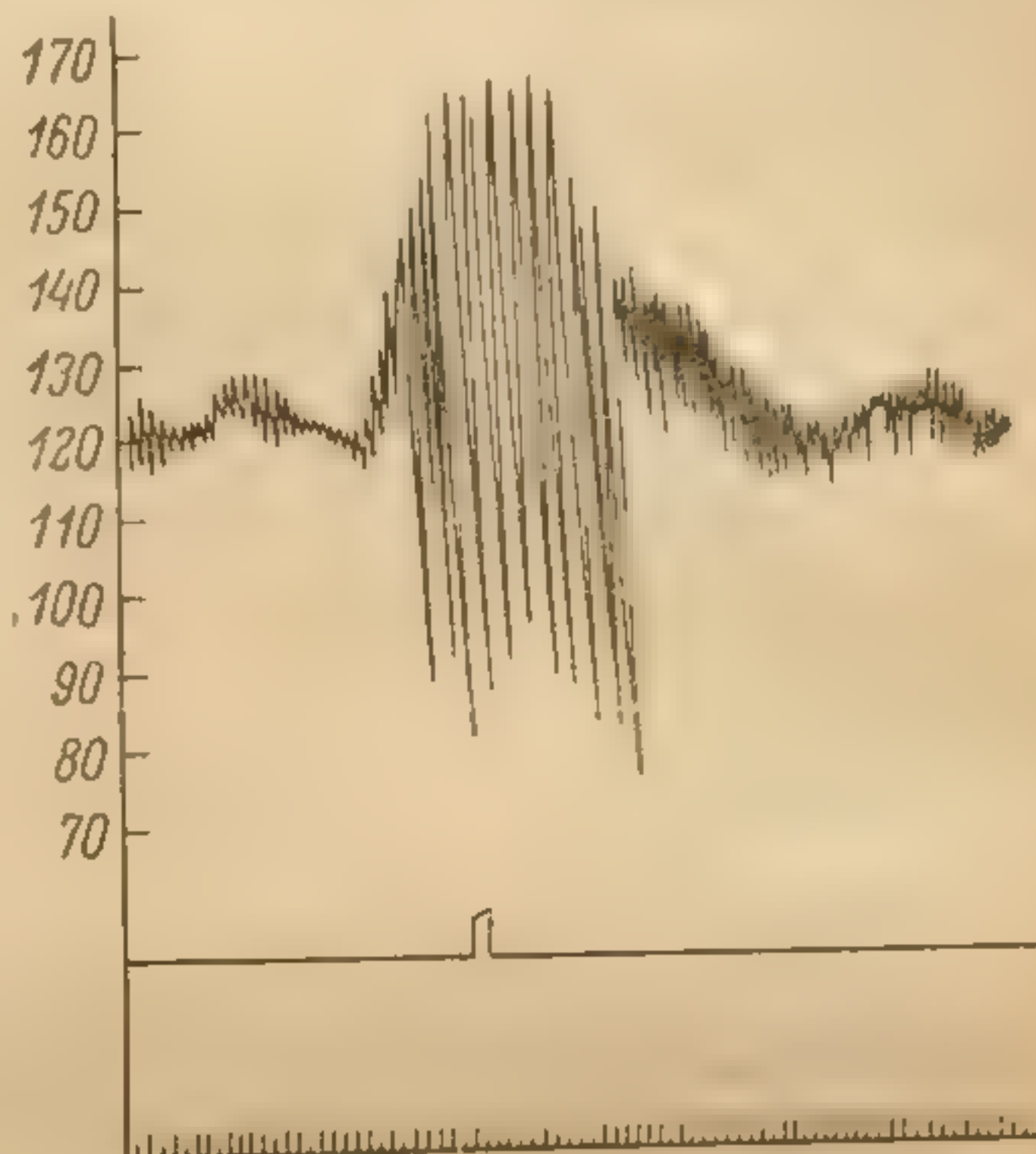
Страх вызывается легко, как и у собаки с перерезкой только шейного отдела мозга (рис. 70). Служитель направился к животному из другой комнаты, дверь в которую осталась открытой, и прикрикнул на него. Собака опустила голову, она избегала смотреть на приближавшегося хозяина, и весь облик ее выражал уныние и тревогу. Дыхание стало неровным, хотя пульс оставался ритмичным.

У собаки после перерезки спинного мозга области тела, ставшие после этого полностью спинальными, продолжают свое существование во многих отношениях совершенно нормально. Волосыной пок-

Рис. 70. Сосудистый рефлекс у собаки во время спинального шока.

Запись артериального давления собаки спустя 41 день после перерезки спинного мозга на уровне 7-го шейного сегмента. Артериальное давление высокое, несмотря на перерезку спинного мозга; период вазомоторного шока прошел. На короткий период времени, отмеченный на сигнальной линии, вибратор индуктория шумел настолько сильно, что животное начинало его слышать. Отметка появления этого шума сделана примерно на 8 мм правее, чем это сделало перо кимографа. Торможение деятельности сердца видно по изменению размахов кимограммы.

Шкала справа — уровень кровяного давления, в мм рт. ст.



ров весной сменяется новым. Периоды течки, не нарушаясь, появляются даже в тех случаях, когда перерезка была произведена в щенячем возрасте и значительно более краниально от спинальных центров симпатической нервной системы, например на уровне шейного сегмента. Гольц [58] наблюдал случай благополучной беременности, родов и вскармливания, протекавших без видимых отклонений от нормы. В моих собственных наблюдениях [213а] естественный инстинкт самки в отношении к самцу в период течки проявлялся с очевидностью еще спустя год после того, как спинной мозг был перерезан.

Эти эксперименты можно подвергнуть критике ввиду того соображения, что животные выражали ту эмоцию, которой они уже не испытывали. Если их выражения не сопровождалось последовательностью действий, соответствовавших выражаемой эмоции, с этим возражением было бы необходимо считаться. Там, где физиономия гнева сопровождается проявлениями готовящегося нападения и самим этим нападением со всеми признаками, свойственными этой цели, мне представляется мало вероятным, что

ощущение возникающего выражения ярости, обусловив в дальнейшем соответствующее поведение, оказалось бы при этом возможным вызвать и чувство ярости.

Более слабым местом в экспериментах этого рода является то, что, хотя висцеральный и сосудистый, а в значительной мере и мышечный механизмы эмоциональной выразительности отделались, незначительная все же существенная часть последнего, а именно лицевая мускулатура, оставалась еще в связи с центрами, с которыми связано и сознание.

Тем не менее в свете экспериментальных данных вазомоторная теория возникновения эмоций оказывается, на мой взгляд, несостоятельной, равно как и мнение, будто висцеральные нарушения необходимы для того, чтобы могла возникнуть эмоция. Сохранились только остатки всех непроекционных, или афферентных, ощущений, и, однако, эмоция продолжала существовать. Если я не ошибаюсь, теория профессоров Джеймса и Ланга делает акцент на органических и висцеральных представителях, однако представительства у одних и тех же видов могли быть смещены вперед, тогда дело выглядело бы иначе. Для того чтобы исключить последнее предположение, потеря сосудистого и органического чувства должна была бы относиться к очень ранней стадии жизни индивида. Проф. Ллойд Морган пишет [216a] по поводу экспериментов, приведенных выше: «Пути связи были закрыты уже после того, как моторные и висцеральные проявления сыграли свою роль в генизе эмоции, понимаемой как явление, возникшее именно таким образом. Хотя новые данные в отношении механизма возникновения эмоций были бы, таким образом, исключены, последовательные проявления, представляющие их в подобной ситуации, не исключались бы». Однако примечательно, что одна из собак, находившихся под наблюдением, была лишена чувствительности в возрасте девяти недель. Отвращение к собачьему мясу едва ли могло возникнуть на основании индивидуального опыта в течение 9 недель содержания в клетке. Мы вынуждены вернуться к предположению, что висцеральное проявление эмоции в т о р и ч и о по отношению к церебральному ее компоненту, проявляющемуся в психическом состоянии. Существует теснейшая связь между эмоцией и мышечной деятельностью. Эмоция движет нас, как природа движет себя.

Ставаясь более интенсивной, она побуждает и к более интенсивным движениям. Всякое экспансивное движение тела, хотя и обеспечивается скелетной мускулатурой конечностей и туловища в качестве главного инструмента своего осуществления, приводит также к менее доступной для наблюдателя сопутствующей деятельности внутренних органов, в частности дыхательных органов и сосудов. Всякая нагрузка, падающая на мышцы, приводящие в движение части скелета, влечет за собой повышение активности органов, обеспечивающих питание мышц и снабжение

их энергии
ность ви
Мы выра
паралл
связь ви
не долж
То, ч
ную реал
нием бо
мозга в
не проя
общении
проявлен
проявлен
деленных
тать этих
безразли
ниях, по
контроль
настаива
не менее
зрения т
дение в
и незави
ров, выз
цессу в
щения,
в бол
окрас
честв
в котор
тона, ст
иератив
спиналь
боль (хо
ного), в
мого ра
чувства
состоян
стоянием
В пр
ощущен
кое отис
наться с
связь э
Нет су
нальной

их энергетическими материалами. Эта усиливающаяся деятельность висцеральных органов сопряжена с деятельностью мышц. Мы вправе считать, что висцеральная деятельность осуществляется параллельно с мышечным выражением эмоции. Поэтому тесная связь висцеральной деятельности с эмоциональными состояниями не должна удивлять нас.

То, что эмоция первоначально представляет собой церебральную реакцию, получает подтверждение в экспериментах с удалением больших полушарий. Гольц наблюдал собаку без большого мозга в продолжении нескольких месяцев. Она ни в одном случае не проявляла никаких признаков радости или удовольствия при общении с людьми или другими животными. Не отмечено никаких проявлений полового чувства. Гольц сообщает о многократных проявлениях страха и неудовольствия, выражавшихся как в определенных движениях, так и в голосовых реакциях. Если не считать этих выражений неудовольствия, животное проявляло полное безразличие по отношению к окружающим. Конечно, в наблюдениях, подобных данному, мы безнадежно лишены возможности контролировать внутренний субъективный мир животного. Можно настаивать на том, что выражение эмоции можно вызвать, и тем не менее психическая сторона ее может отсутствовать. С точки зрения такого предположения раздражение, вызывающее возбуждение в сфере сознания, должно было бы вызывать одновременно и независимо от первой реакции возбуждение двигательных центров, вызывающих движение, соответствующее аффективному процессу в сознании. Такое положение дела невероятно. Все ощущения, относящиеся собственно к телу, в большей мере приобретают «чувственную окраску», чем восприятия отдельных качеств предметов внешнего мира. Органы чувств, в которых берут начало ощущения, окрашенные в чувственные тона, стремятся вызвать возбуждение непосредственно и императивно. Поэтому у животных, редуцированных до простых спинальных препаратов, раздражения, которые должны вызывать боль (хотя, конечно, и неспособны сделать это у спинального животного), вызывают движения, обеспечивающие удаление от наносимого раздражения или устранение его. Следовательно, элемент чувства предполагается в качестве компонента эмоционального состояния, которое является, таким образом, афферентным состоянием.

В процессе эволюции эмоций появление приятных и болевых ощущений должно было играть значительную роль. Отсюда близкое отношение эмоции и органов чувств, в которых могут начинаться соматические ощущения боли или удовольствия, и отсюда связь эмоций с импульсивным или инстинктивным движением. Нет существенного разрыва между рефлекторным движением спинальной собаки, нога которой пытается сбросить раздражающее

начало со своей спины (причем как нога, так и спина полностью отключены от сознания) и реакцией децеребрированной собаки, которая поворачивается, рычит и кусает за пальцы руки, сдавливающие ее лапу слишком сильно. В первом случае имеет место двигательная реакция, хотя до сознания животного не доходят никаких сигналов о раздражении. Совершается действие и разгрызается вся пантомима ощущений, однако никаких ощущений при этом не существует. Во втором случае имеет место двигательная реакция и ее эмоциональное выражение. Однако возможно, что это только реакция живой машины, которая может быть запущена, хотя имеющееся повреждение делает невозможным существование психического компонента.

Положения и позы также могут сопровождаться висцеральным компонентом. Нашим знаниям о рефлексе вполне соответствовало бы положение, если причина, вызвавшая активность определенных мышц, одновременно обусловила бы и сопутствующую висцеральную реакцию. Почти невозможно считать, что при незначительной части мозга, оставшейся у собаки Гольца, возможна какая бы то ни была переработка воспринимаемого. Всякие следы памяти у такого животного, по-видимому, отсутствуют. Однако и при отсутствии других эмоций гнев может проявляться в той мере, в какой это проявление еще физически возможно. Поэтому испуг, радость, прочие аффекты, по данным этого искусственного наблюдателя поведения животных, требуют для своего осуществления более высокой первичной организации, чем гнев. Как бы там ни было, сохранение выражения гнева у собаки Гольца указывает на то, что вследствие ретроградации сложное движение выражения в некоторых эмоциях переделалось в простой рефлекторный акт. Под определяющим влиянием привычки наиболее значительные факторы даже в импульсивных актах стали более слабыми и менее деятельными. Внешний раздражитель первоначально активировал целую группу аффектированных интенсивных идей, которые действовали в качестве мотива; теперь же он ведет к разрядке акту раньше, чем он будет воспринят как некоторая идея. Импульсивные движения низшей, грубой, так называемой животной эмоции в этом случае стали автоматическим рефлексом, не обязательно объединенным с психическим статусом, который возник, и символом и дополнением которого он является в обычных условиях.

В свете этих общих соображений и вышеописанных опытов мы можем вместе с Джеймсом считать висцеральные и органические ощущения, а также образы, удерживаемые в памяти, ассоциации элементами, составляющими примитивные эмоции. Однако мы должны рассматривать их как факторы, скорее усиливающие, чем являющиеся проявлением психического начала. Организическая и сосудистая реакции, не являясь действительными возбудителями эмоций, усиливают ее. Это — ядро старого спора по поводу значимости эмоций в искусстве художника. Гамлетово опи-

сание актера
зительности
прос.

Наоборот,
была действи
считать опре
мую ситуаци
поведения». С
жение — защ
животного на
полненные эм
сами (лекция
вое движение
морфологичес
зиолог путем
направляющих
ное движение
возможность о
существовании ощущ
заметно сокра

Псевдоаффе
раздражения
ления коры мо
блесков мими

Нет никаких
для того чтобы
движение, осу
сильно отлича
альном направл
утраты ее висце
вает, что доля
внутренних орг
у собаки невели
влияний, допол
эмоциональной

сание актера как действительно управляемого искусством выразительности может служить в качестве ответа на этот спорный вопрос.

Наоборот, как пишет Ллойд Морган [216a]: «Какова бы ни была действительная физиологическая природа эмоций, следует считать определенно установленным, что они вводят в осознаваемую ситуацию элементы, которые немало дополняют энергетику поведения». Ощущение боли и оборонительное рефлекторное движение — защита или удаление — параллельны в ходе реакции животного на повреждающее раздражение кожи. Рефлексы, дополненные эмоцией, не просто преобладают над другими рефлексами (лекция 6), но являются императивными рефлексами; волевое движение в состоянии лишь с трудом подавить их. Кроме того, морфологическое расположение нервных каналов таково, что физиолог путем соответствующей перерезки спинальных путей, направляющихся к головному мозгу, может лишить рефлекторное движение контроля чувствительности, оставив вместе с этим возможность его осуществления. Однако самое движение при отсутствии ощущения этого движения не остается без изменения; заметно сокращается его объем и особенно продолжительность.

Псевдоаффективные реакции, показательные как проявления раздражения или носящие оборонительный характер, после удаления коры мозга становятся кратковременными призраками проблесков мимических актов.

Нет никаких ответных нисходящих церебральных влияний, для того чтобы продлить и сделать более полноценным защитное движение, осуществляющееся как спинальный рефлекс. Это сильно отличается от нормального проведения по путям в краниальном направлении, по которым идет рефлекторная реакция после утраты ее висцеральных и сосудистых полей. Это различие показывает, что доля отраженных влияний с туловища, конечностей и внутренних органов в формировании даже примитивных эмоций у собаки невелика по сравнению с долей отраженных церебральных влияний, дополнением к которым является психический компонент эмоциональной реакции.

Лекция 8

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИЙ ДВИГАТЕЛЬНОЙ КОРЫ

Краткое содержание. Примечательно, что электрические раздражения, приложенные к органу мышления, как правило, вызывают определенные локализованные движения с определенных ограниченных областей поверхности этого органа. Функциональная топография моторной коры шимпанзе, орангутанга и гориллы. Мозговые борозды — не функциональные границы. У человекообразной обезьяны, подобно человеку, имеется прямой пирамидный тракт. Восстановление функции не обеспечивается симметричной областью противоположного полушария в качестве его дополнительной деятельности. Торможение возможно получить с коры. Реципрокная иннервация антагонистических мышц глаза. Реципрокное торможение других мышечных групп. Подкорковая локализация торможения в этих случаях. Реципрокная иннервация произвольных движений. Преимущественное представительство в моторной коре тех же движений, которые, как правило, получают в качестве локальных рефлексов со спинного и продолговатого мозга. Неполное представительство некоторых движений и некоторых корковых и локальных спинальных реакций. Выявление извращения обычного направления этих движений под действием стрихнина и тетанотоксина. Объяснение этого действием агентов, превращающих реципрокное торможение в возбуждение. **Децеребрационная ригидность.** Система тонической иннервации в действии. Стрихнин и тетанотоксин, усиливающие эту иннервацию. «Содружественный антагонизм» Хьюглинса Джексона в парной системе иннервации тонической и фазической. Децеребрационная ригидность и гемиплегическая ригидность. Отношение коры к рецепторным органам; преобладающее представительство в коре дистант-рецепторов.

Теперь мы попробуем обратиться к некоторым реакциям самого полушария головного мозга, причем, в силу ряда причин, наш обзор будет далеко не полным. При помощи методов, которые мы использовали в своей работе (искусственное раздражение и т. д.), и в результате наблюдений, возможных в условиях этих методов, а именно наблюдения за возникновением под наркозом мышечных движений или регистрация их отклонений от нормальных движений, весьма немногое становится ясным в отношении того, что происходит в органе, главная функция которого есть мышление. Наши ожидания должны быть скромными, ибо только скромным может быть знание, приобретенное такими средствами в вопросе подобного значения. Самая скудность добытых сведений является указанием на то, что методы, с успехом используемые физиологами в других областях исследований, в данном случае сталкиваются с вопросами, для решения которых они пригодны

весьма мало. Я не хочу этим сказать, что я недостаточно ценю труды многих искусных исследователей, работавших в этой области. В той мере, в какой позволяли применявшиеся методы, мы обязаны именно искусству, с каким они использовались, в знании того, чем мы располагаем относительно топографического представительства движений в различных областях мозговой коры. Стоит только вспомнить, насколько выросло число физиологических фактов в отношении коры головного мозга в наши дни по сравнению с временами, предшествовавшими экспериментам Фрича и Гитцига [47] и Феррье [51], которые последовали за наблюдениями Брока [29], Хьюглинга Джексона [35] и Бастиана [46]. Эксперимент не был в состоянии установить локализацию функции в коре полушарий, хотя микроскопически этот обширный слой серого вещества обнаруживает сходство с первыми образованиями, которые в других местах рассматриваются как нервные центры.

Прогресс знаний в области самой нервной системы был неразрывно связан с определением локализации функции в ней. Так было начиная с открытия Беллом [10] и Мажанди [11] различия в функции двух спинальных корешков и исследований Флуранса [19], описавшего топографию дыхательного центра в продолговатом мозгу. Открытие локализации функций в отдельных частях коры принесло те сведения, которые в настоящее время легли в основу учебных карт функциональной топографии головного мозга, подобно картам континентов в географических атласах. Изучающий, взглянув на политическую карту континента, вряд ли в состоянии отдать себе отчет во всей сложности вопросов, связанных с народонаселением и государствами, изображенными в столь упрощенном виде. Рассматривая карту мозга в учебнике, мы никогда не должны забывать о невыразимой сложности реакций, в таком огрубленном виде символизируемых и локализованных в пространстве.

Если бы было позволено формулировать априори, то мы бы сказали, что хотя и неудивительно, что подобное территориальное подразделение функций может иметь место в коре головного мозга, удивительно, что при помощи наших относительно несовершенных средств искусственного раздражения нам удалось получить столь очевидные данные об этом отделе. Цепи нейронов, которые в своей совокупности образуют нервную систему, расположены в пределах этой системы таким образом, что наиболее длинные из них проходят через кору мозга. Всякое увеличение числа звеньев, составляющих цепочку нервных клеток, по-видимому, значительно увеличивает неопределенность их реакций в условиях искусственного раздражения. С увеличением числа звеньев увеличивается и число ответвлений и связей. Трудность заставить длинную цепь нервных клеток реагировать определенным образом на искусственное раздражение, по-видимому, значительно увеличивается вследствие увеличения боковых связей. Состояние любой цепочки нейронов

в каждый данный момент является частично функцией условий существования всех других клеточных цепочек, с которыми она связана. Поэтому вполне закономерно ждать, что кора мозга при искусственном раздражении обусловит появление только крайне непостоянных результатов. В данных Гитцига и Фрича, а также Феррье мы имеем разительное доказательство того, что там, где дело касается двигательной области, высказанное предположение недостаточно обосновано.

Я собираюсь говорить только о реакциях роландовой коры мозга. Феррье показал, что раздражение этой области фарадическим током с большим постоянством вызывает движения, которые изменяются с изменением расположения электродов, но остаются в определенных пределах при повторных раздражениях одного и того же места коры. Хорошо известен способ Феррье для обозначения топографической локализации реакций, полученных им и представленный в виде хорошо известных диаграмм коры. Двигательные центры, как он их называл, на его рисунках обозначались как циркулярные поля. «Поля не имеют четкой демаркационной границы, отделяющей их друг от друга, и там, где они совмещаются, раздражение вызывает смешанный эффект, состоящий из эффектов, свойственных как одному, так и другому полю» [70]. Он показал, что эти двигательные центры простираются вперед, по поверхности лобной доли, и их раздражение вызывает движения глазных яблок. Отмечая, что они расположены вокруг и над верхним краем полушария и далее вниз по его медиальной поверхности, он обнаружил их также в краевой извилине. «Эта извилина в парието-фронтальной области давала начало движениям головы и конечностей, по-видимому, подобным тем, которые были уже получены при раздражении соответствующих областей наружной поверхности» [70].

Это оригинальное исследование Феррье стоит в ряду классических исследований в области экспериментальной неврологии и физиологии. Вслед за ним последовало большое число работ в том же направлении, выполненных исследователями, имена которых хорошо нам знакомы: Альбертони, Шефер, Мунк, Люччани, Тамбурини, Панет, Бивор, Хорслей, Мотт, Баланс, Мани и др. Детальные сведения о локализации были основательно подкреплены исследованиями на коре макаки. Интересным шагом вперед было сообщение Бивора и Хорслея [127] об изучении локализации двигательных функций в центральной коре орангутанга. Их эксперимент в течение длительного времени оставался единственным опытом, поставленным на человекообразной обезьяне, и оказал заметное влияние при построении схемы локализации двигательной функции в мозгу человека.

По мнению большинства авторитетов, из трех или четырех видов человекообразных обезьян, которые известны в настоящее время, горилла обладает наиболее развитым мозгом. Наиболее близко

к ней сто
satyrus. op
ные раз
шимпанзе
хорошо

Рис. 71. М

На рисунке в
верхняя часть
в значительн
области на св
Значительная
традную и ш
евают преце
более детальн
(много погл
Вертикально
«Глаза», изоб
ическим то
ти реакции д
к этим послед

8. Р - верхн
ния прецен
вет. 3 - пале
клето, 9 - 20
14 - нос; 15

Грюнб
лизации
топографи
Так на
рываюсь,
части поч

к ней стоит, по-видимому, шимпанзе, еще немного ниже — *Simia satyrus*, орангутанг. Однако имеются значительные индивидуальные различия, и наиболее примитивные образцы головного мозга шимпанзе могут оказаться ниже по своему развитию, чем образцы хорошо развитого мозга орангутанга.

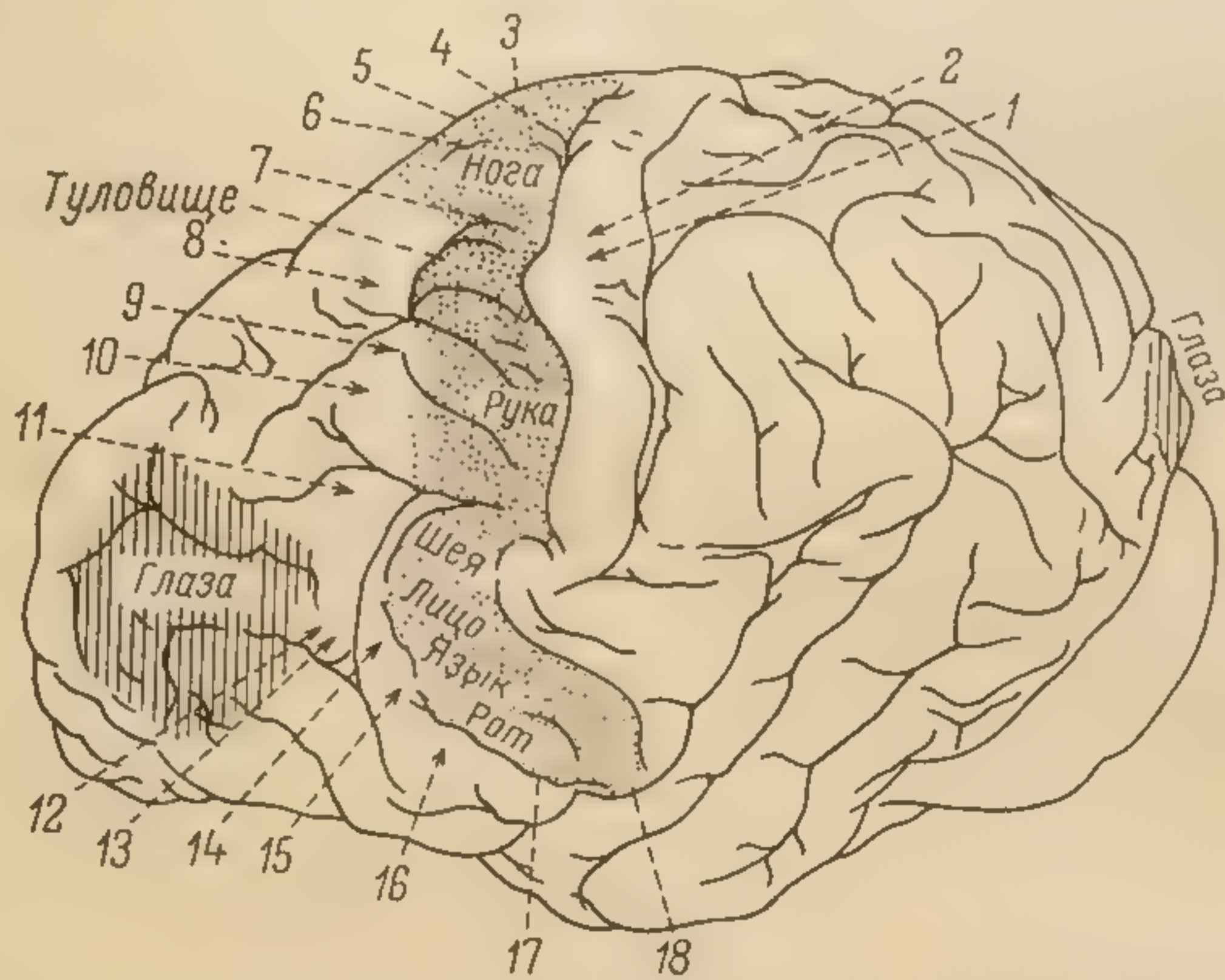


Рис. 71. Мозг шимпанзе *Troglodytes niger*. Левое полушарие, вид сбоку и сверху. (Из: Грюнбаум и Шеррингтон).

На рисунке видна конфигурация всей области центральной борозды, тем не менее самая верхняя часть и основание центральной борозды вследствие перспективы изображены в значительно уменьшенном виде. Черной пунктировкой обозначены размеры моторной области на свободной поверхности полушария, доходящей сзади до центральной борозды. Значительная часть моторной области скрыта в бороздах; например, она заходит в центральную и прецентральную борозды, а также в те непостоянные борозды, которые пересекают прецентральную извилину. Обозначены основные поля моторной области и дана более детальная топография отдельных подразделений основных полей моторной коры (многие поля и их подразделения перекрывают друг друга, что на схеме не указано). Вертикально заштрихованные области лобной и затылочной долей, обозначенные как «Глаза», изображают соответственно отделы коры, с которых при раздражении их фарадическим током вызываются содружественные движения глазных яблок. Являются ли эти реакции достаточно похожими на реакции с моторного поля, чтобы причислить их к этим последним, — вопрос еще спорный. Поэтому они выделены особо в отличие от моторных областей.

S. F — верхняя лобная борозда; S. P — верхняя прецентральная борозда; I. Pr — нижняя прецентральная борозда; Sulc. central. — центральная борозда. 1 — грудь; 2 — нижняя конечность; 3 — пальцы ног; 4 — лодыжка; 5 — половые органы; 6 — колено; 7 — бедро; 8 — живот; 9 — локоть; 10 — кисть; 11 — пальцы рук и большой палец; 12 — ухо; 13 — веко; 14 — нос; 15 — закрывание челюсти; 16 — открывание челюсти; 17 — голосовые связки; 18 — жевание.

Грюнбаум [225, 229] и я имеем наблюдения в отношении локализации у некоторых видов человекообразных обезьян. Схема топографии у шимпанзе представлена на рис. 71 и 72.

Так называемая двигательная область простирается, не прерываясь, по всей длине прецентальной извилины и в большей части почти по всей ее ширине. Эта область заходит в глубину

центральной борозды, занимая ее переднюю стенку, а в некоторых местах также и дно и даже часть глубоких отделов задней стенки. Мы изучили более сорока полушарий, но ни в одном случае не видели с определенностью, чтобы моторная область занимала бы также свободную часть и постцентральной извилины. Граница раздела, установленная нами, хорошо совпадает с результатами

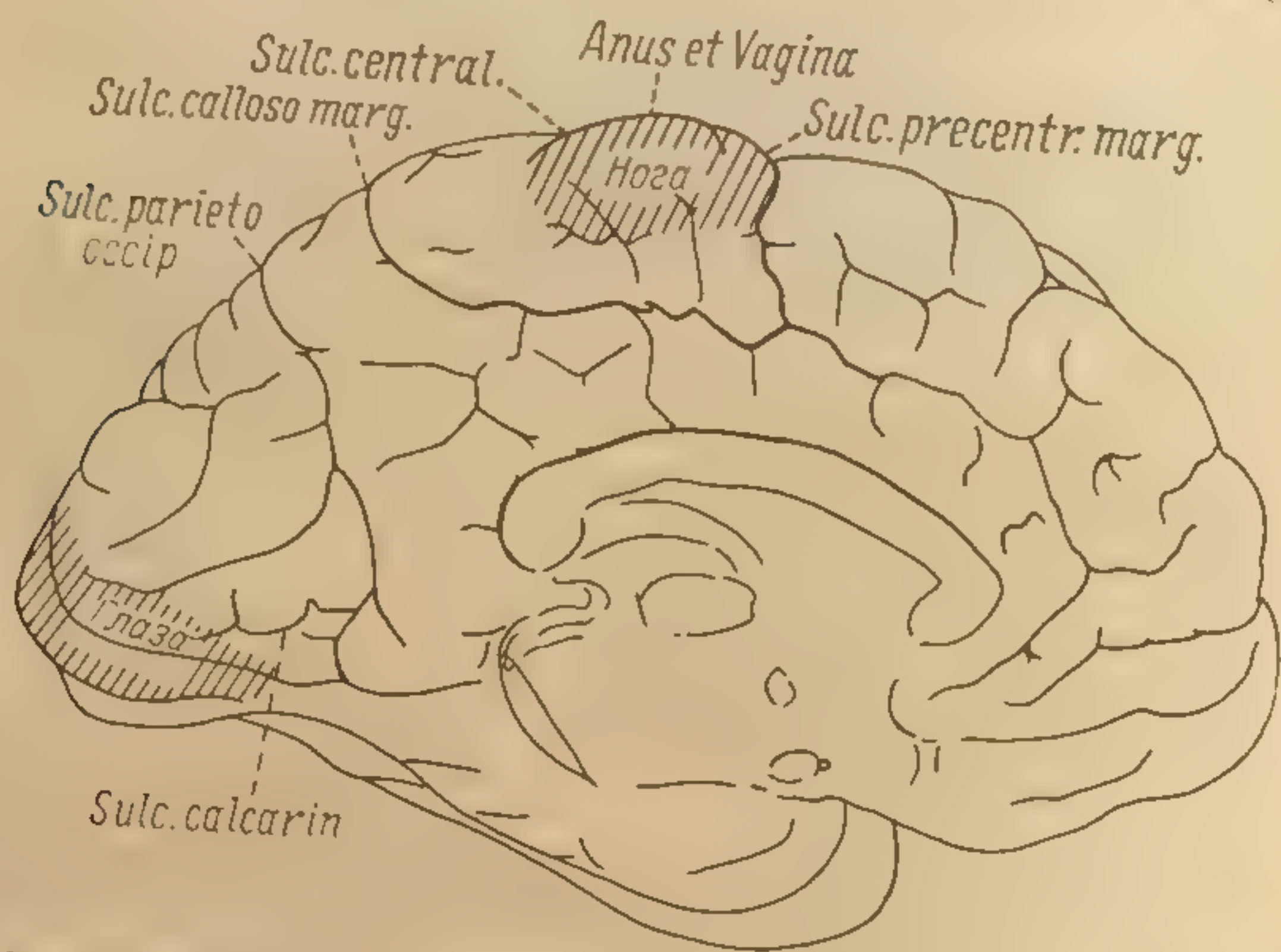


Рис. 72. Мозг шимпанзе *Troglodytes niger*. Левое полушарие, медиальная поверхность. (Из: Грюнбаум и Шеррингтон).

Черной пунктировкой показаны размеры моторной области на свободной поверхности полушария. Обозначение «Нога» указывает на то, что движения нижней конечности (с помощью посредственно представлены во всех видимых на рисунке участках моторной зоны (с дробными подразделениями взаимно перекрывают друг друга, что на рисунке не показано). Приблизительно указываются местоположения участков, с которых можно вызвать движения в области промежности. Буквами обозначены участки, с которых в отдельных случаях при раздражении сильным фарадическим током можно вызвать движения стопы и ноги (f), плеча и груди (s), большого пальца и остальных пальцев (d). Вертикально заштрихованная область с обозначением «Глаза» соответствует участку свободной лобной коры, с которой с помощью фарадического раздражения вызывается движение глазных яблок (условия получения этих реакций заставляют отличать их от реакции с моторной коры).

Sulc. central — центральная борозда; Sulc. calcarin. — шпорная борозда; Sulc. parieto occip. — теменно-затылочная борозда; Sulc. calloso marg. — каллозо-мargинальная борозда; Sulc. precentr. marg. — прецентральная борозда.

первых исследований Гитцига [53], выполненных на мозгу обезьяны *Junius rhesus*.

В области верхнего медиального края полушария двигательная область направляется вниз по медиальной поверхности полушария, однако мы не видели, чтобы она достигала борозды calloso marginalis. Передняя граница моторной области в большей части не совпадает ни с какой бороздой. Передняя часть области обычно погружается и пересекает верхнюю часть верхней прецентральной борозды и далее нередко опускается в нижнюю прецентрально-центральную борозду. В отдельных случаях передний край

области погружается почти по всей ее длине в переднюю прецен-
тральную борозду.

Вариабельность размеров двигательной области нередко ка-
жущаяся и объясняется вариабельностью самой борозды. Зна-
чительная индивидуальная вариабельность топографии извилин
и борозд в этих богатых извилинами мозгах заставляет критиче-
ски изучить предельные значимости борозд как опознавательных
знаков в топографии коры. С этой точки зрения, их использование
для точной локализации представляет довольно ограниченную
ценность. Исключительно вариабельны не только размеры извилин.
Частота индивидуальных изменений настолько велика, что едва ли
возможно найти две извилины, в пределах которых расположение
функциональных центров одно и то же. Шефер в своем фундамен-
тальном труде в области физиологии двигательной коры, напи-
санном в 1887 г. [111a], указывал, что борозды коры ни в каком
отношении не являются границами функциональных полей ор-
гана. Наши исследования мозга человекоподобных обезьян, ко-
торые мы изучили, убеждают нас в том, что борозды лобной области
не только не являются физиологическими границами, но и не могут
даже служить ориентирами для функциональной топографии.
Их взаимоотношения слишком непостоянны. Фон Монаков [241]
нашел то же непостоянство в топографии шпорной борозды
в отношении зрительной коры. Степень, в какой эти борозды
являются проявлением индивидуальной вариабельности, и ча-
стота случаев межполушарной асимметрии контрастируют с по-
стоянством от индивида к индивиду и большой степенью симмет-
ричности, наблюдаемых в отношении к расположению функцио-
нальных центров.

Практическим следствием сказанного является то, что для
точной и детальной локализации существенно (если трепанацион-
ное отверстие в черепе умеренной величины) не полагаться на
анатомические детали обнаженной поверхности мозга, но ориен-
тироваться в топографии, приложив электроды и наблюдая за
движениями, если таковые при этом появятся. В наших первых
опытах мы возлагали большие надежды на мозг животного того же
вида, уже использованного в эксперименте, и думали выиграть
время, нанося данные свежего эксперимента на контурную схему
мозга, использованного прежде. Однако вариабельность извилин
у разных индивидов оказывалась настолько значительной, что
способ этот не мог быть применен. Как исключение из приведен-
ного выше общего правила, двумя ориентирами относительно
постоянными являются колена центральной роландовой борозды.
У шимпанзе и гориллы два колена (рис. 71): верхнее колено, рас-
положенное против соприкасающихся «полей ноги и руки»,
которое можно назвать круро-брахиальным, и нижнее, между
«полями руки и лица», которое можно назвать брахио-фациальным.
У оранга, помимо этих двух, имеется еще третье колено, которое

за его отношение к функциональной топографии можно назвать губно-язычным. У оранга поле коркового представительства лица значительно более вытянуто в направлении сверху вниз по сравнению с тем же полем у шимпанзе или гориллы.

По общему представлению, при раздражении коры человека фарадическим током интенсивность последнего должна быть значительно выше, чем при раздражении коры низшей обезьяны. Сравнивая возбудимость коры человекообразной обезьяны с таковой у низшей обезьяны (применяя в каждом случае один и тот же ток), мы нашли, что возбудимость, измеренная с помощью наименее интенсивного тока, вызывавшего двигательную реакцию, как у человекообразной обезьяны, так и у низшей — одна и та же [225]. Моторная кора антропоида, во многих отношениях несомненно значительно более сложная, чем двигательная кора низшей обезьяны, остается в такой же степени восприимчивой к электрическому раздражению. Кушинг из Балтимора и Краузе из Берлина установили то же и в отношении человека, когда применяли интенсивные раздражения не обязательно. У большого числа антропоидов, с которыми мы работали, эпилептический припадок вызывался без труда, точно так же как у мелких обезьян.

У высших обезьян в прецентральной извилине последовательность представительства различных мышц снизу вверх в основном та же, что у низших обезьян: язык, челюсть, рот, нос, ухо, веки, шея, кисть руки, запястье, локоть, плечо, грудь, живот, бедро, колено, лодыжка, пальцы и мышцы промежности. Примечательно, что движения глазных яблок в этот перечень не входят. Как Бивор и Хорслей на своем оранге [127], так и мы у шимпанзе, гориллы и оранга нашли, что лобное поле занимает среднюю и нижнюю лобные извилины, возбуждение которых ведет к сопряженному отведению глазных яблок в противоположную сторону. Мы нашли, что это поле разделено пространством, отделяющим его от полей, с которых вызываются другие движения. Мы установили, что это разделяющее пространство содержит в себе небольшие участки, раздражение которых ведет к движениям глазных яблок; это в особенности относится к перемычке между описываемым полем и областью локализации представительства верхней части лица в прецентральной извилине.

Последовательность представительства наблюдаемых нами движений более соответствует организации спинных сегментов, чем топографии представительства движений, получаемых нами до сих пор. Между представительством плеча и представительством бедра находится поле, с которого ближе к полю плеча вызываются движения мышц одной стороны грудной клетки, а ближе к полю бедра — движения мышц одной стороны живота, и впереди этого поля лежит участок, контролирующий мышцы промежности.

Судя по нашим данным и в согласии с оригинальными наблюдениями Гитцига [53] над низшими обезьянами, электроды, по-

мещенные над поверхностью постцентральной извилины, не вызывают никакого видимого действия, хотя, если их расположить над прецентральной извилиной и даже пользоваться более слабым током, они вызывают постоянную реакцию. В наших опытах даже небольшие поражения в области прецентральной извилины приводили к выраженным явлениям паралича и нисходящей дегенерации в спинном мозге, тогда как более крупные поражения постцентральной извилины не вызывают ни паралича, ни сколько-нибудь заметной дегенерации.

Что касается очагов дегенерации, следует заметить, что при повреждении представительства руки дегенерация спинального пирамидного пути у нескольких шимпанзе наблюдается в центральном прямом пирамидном пути, лишь несколько меньшей величины, чем у человека. При этом такой вентральный пирамидный тракт имеется, по-видимому, не у всех шимпанзе, что согласуется с данными Флексига [70a] по поводу непостоянства этого тракта и у человека. Повреждение представительства руки ведет к глубокой дегенерации гомолатерального тракта бокового столба на стороне повреждения.

Что касается симптомов, наступающих вследствие повреждений коры, то экстирпация значительной части, если не всего представительства руки правого полушария, приводила к немедленной брахиоплегии на противоположной стороне тела без малейших признаков пареза в области лица или ног. Парез наиболее отчетливо проявлялся в пальцах, которые беспомощно свешивались в полурасогнутом состоянии; кисть также свисала вниз. Локоть, по-видимому, страдал мало или не страдал вовсе, но плечо было заметно паретично: отмечено затруднение при поднимании и при отведении руки. Парез очень скоро становился меньше, и в течение шести недель у животного в значительной степени восстанавливались нормальные движения конечности.

Повреждение в области представительства ноги также приводило к временному парезу ноги противоположной стороны, в особенности пальцев и мышц голеностопного сустава. Нарушения были выражены меньше и восстановление наступало скорее, чем в случае повреждения представительства руки. Коленный рефлекс, который не изменялся, если повреждалось представительство руки, в данном случае оказывался повышенным сразу же, т. е. уже спустя четверть часа после повреждения представительства ноги. По прошествии нескольких недель, когда видимые признаки пареза исчезали, коленный рефлекс на противоположной стороне все еще был повышен.

Мы часто убеждались в правоте наших предшественников [127], работавших с орангом и установивших наличие более сложной интеграции локализованных представительства движений у антропоидов по сравнению с более низко организованными обезьянами. Мы не раз видели движение отдельных пальцев при раздражении

определенных точек коры. Кроме того, изолированные движения ушной раковины, кончика языка, редкие у низших обезьян, легкие вызываются у антропоидов.

Что касается величины так называемой моторной зоны, то, судя по нашим наблюдениям, у антропоидов она, по-видимому, наполовину скрыта в глубине борозд и лишь наполовину расположена на открытой поверхности извилин. Тем не менее мы придерживаем мнение, высказанное Бивором и Хорслеем, что так называемая моторная зона мозга антропоидов составляет меньшую долю всей поверхности по сравнению с таковой у более низких типов обезьян. И если размеры этой зоны и увеличились, — что представляется фактом, не подлежащим сомнению, — то размеры других областей, относящихся к так называемым немым областям, электрическое раздражение которых не вызывает никаких видимых реакций, увеличились в еще большей степени. Именно эта обширная и невозбудимая область требует новых исследований. Открытия Флексига, фон Монакова, Дежериана, Мотта, Кэмпбелла, Фогтов и других с каждым годом приближают решение этой проблемы.

Результаты, полученные на горилле [225], подтверждают данные исследований на шимпанзе, хотя у гориллы и у оранга, судя по моим данным, движения глазных яблок были получены с более обширного поля фронтальной коры, чем у шимпанзе, причем с верхней части поля движение глаз вызывалось с участков, расположенных на уровне полей, с которых чаще вызывались движения кисти.

Мы установили, что свободная поверхность постцентральной извилины не принадлежит к моторной коре. Бродмани [256a] и Кэмпбелл [272a] обратили внимание на отчетливые структурные различия в строении коры соответственно позади и впереди центральной борозды. Расположение волокон и характер клеток различны.

Рамон-и-Кахал [128a], пользуясь методикой Гольджи, а также Флексиг [271a], проследивая процесс миелинизации, также отмечали различия в структуре обеих извилин, разделяемых этой глубокой бороздой. Наблюдения Мотта, Чермака и других показали, что существует особенно тесная связь постцентральной извилины с восходящими, преимущественно афферентными путями. Установить этот факт с помощью методики раздражения, конечно, нелегко, однако ничто в наших экспериментах не противоречит подобному положению вещей, а отдельные случайно полученные данные, еще до того как были поставлены мои опыты с раздражением, укладываются в такое объяснение. Однако дальнейшее углубление в этот вопрос отвлекло бы от нашей основной темы слишком далеко.

Естественно спросить себя: в какой степени реципрокная иннервация может быть представлена реакциями с коры мозга?

То обстоятельство, что торможение мышечного сокращения можно получить посредством искусственного раздражения коры, было давно отмечено Бубновым и Гейденгайном [92] в опытах на собаке и Экспером [99] — на кролике. Сам я главным образом работал на обезьянах [151, 304]. У этого животного глазные оси параллельны, и положение глаз в глазнице таково, что напряжение их связок независимо от неодинакового напряжения наружных мышц уравновешено тогда, когда оси глазных яблок примерно параллельны. Это их основное положение. Это можно показать различными путями. Так, если III, IV и VI нервы перерезаны, глаза принимают основное положение. Если теперь пальцем или щипцами поворачивать одно яблоко вправо, или влево, или вверх, или вниз, то ощущается значительное сопротивление и при отпуске глазного яблока оно немедленно возвращается в основное положение. То же имеет место и при хлороформном наркозе. На ранней стадии хлороформирования глаза принимают различные положения косоглазия — у обезьяны весьма обычным положением является билатеральная дивергенция кверху и наружу. Когда наркоз стал глубоким, глазные оси возвращаются в примерно параллельное, основное положение. Будучи теперь смещены пальцем, они тотчас же снова возвращаются в основное среднее положение. Точно так же они ведут себя и сразу после смерти, пока не развилось трупное окоченение.

Если перерезаны III и IV черепные нервы на одной стороне, например слева, так, что наружная прямая мышца остается единственной непарализованной мышцей глаза, то соответствующее раздражение коры мозга вызывает содружественное движение обоих глаз в противоположную сторону, т. е. слева направо, причем левый глаз поворачивается только до медиальной линии. Торможение тонуса и активного сокращения наружной прямой мышцы может быть получено, таким образом, с коры. Реакцию можно также получить со всех пунктов коры, которые при раздражении вызывают сочетанную девиацию глаз, т. е. с поля. открытого Ферье [70] в лобной части, и с поля, обнаруженного Шефером и Брауном [117a] в затылочной области.

Это торможение можно получить с лобной области после полного удаления затылочной доли. Наоборот, оно может быть вызвано с затылочной области после полного удаления лобной.

После глубокой фронтальной перерезки через полушарие и через боковой желудочек (отчасти и через внутреннюю капсулу), так чтобы отделить затылочную кору от лобной по способу, практикуемому Мунком и Обрегна [128], реакцию можно получить в том же неуменьшенном виде в отдельности как с лобного, так и с затылочного поля.

Наличие коры мозга для осуществления реакции необязательно. Она вызывается с лучистого сияния, расположенного под лобной корой, после полного удаления последней. Она вызывается с лу-

чистого сияния, направляющегося вниз и вперед от затылочной коры после полного ее удаления. Она вызывается при прямом раздражении внутренней капсулы. С внутренней капсулы она может быть получена при стимуляции двух различных пунктов: одного впереди, другого позади колена внутренней капсулы. Она может быть вызвана при раздражении плоскости поперечного разреза мозолистого тела на 3—5 мм позади колена, а также с самого мозолистого тела в области splenium. Разрез был произведен в строгом соответствии со вторым способом Мотта и Шефера [121a]. В моих опытах реакция, полученная с мозолистого тела, бывала сравнительно непостоянной. Очевидно, что задерживающее влияние может иметь место и в подкорковых центрах.

Геринг и я [173] произвели наблюдения над движениями конечностей, вызванными раздражением коры, и нашли при этом признаки подобной же координации.

Как и в экспериментах Бубнова и Гейденгайна [92], степень глубины наркотизации являлась существенным условием, определяющим результаты опыта. Наркоз не должен быть слишком глубоким. Лучше всего начинать работу с животным под глубоким эфирным наркозом, с тем чтобы в дальнейшем постепенно уменьшить его глубину. При условии выполнения этого требования почти всегда можно видеть, как на определенной стадии глубины наркоза конечности, вместо того чтобы вяло и расслабленно свисать, принимают и удерживают положение сгибания в определенных суставах, в особенности в локтевом и бедренном. Когда это состояние тонического сокращения наступило, наркоз следует по возможности удерживать на этой ступени глубины. Теперь подвергается стимуляции поле коры мозга, предварительно проверенное при действии фарадического тока в качестве вызывающего разгибание в локтевом или голеностопном суставе.

Для ясности изложения предположим, что раздражается левое полушарие, а конечность, на которой проявляется влияние раздражения, — правая конечность. Результатом раздражения соответствующего очага в коре, например очага, контролирующего разгибание локтя, является немедленное расслабление бицепса с одновременным сокращением трицепса. Что касается состояния бицепсов, расслабление обычно настолько очевидно, что достаточно просто приложить палец к мышце, чтобы наблюдатель убедился в том, что мышца действительно расслаблена. Однако последующее является хорошим примером своеобразия в протекании этого явления: у обезьяны с хорошо развитой мускулатурой предплечья, удерживаемое вышеописанным тоническим сокращением в состоянии сгибания под углом с плечом, составляющим немного менее 90°, слегка поддерживается одной рукой экспериментатора, в то время как большой палец и остальные пальцы другой руки прощупывают через кожу брюшко сократившегося бицепса. При раздражении коры сократившаяся мышечная масса вне-

запно обмякает под пальцами экспериментатора. В то же самое время рука наблюдателя, поддерживающая предплечье животного, испытывает толчок книзу с силой, определенно более значительной, чем та, которую мог бы обусловить один вес конечности. Если же в это же время прощупать трицепс, нетрудно ощутить, что он, сокращаясь, становится и все более твердым и напряженным, даже если точки прикосновения его в состоянии сближаться и пассивное сопротивление в нем уменьшается. Если конечность перестать поддерживать, движение представляет собой простое разгибание в локтевом суставе. При прекращении раздражения коры предплечье обычно тотчас же или почти тотчас же возвращается в свое исходное положение сгибания, которое, как и прежде, прочно удерживается.

Наоборот, если рука приняла положение разгибания, а это в условиях наркоза имеет место далеко не редко, так как обусловлено тоническим сокращением, создается возможность раздражения соответствующего очага в коре, контролирующего сгибание предплечья или плеча. В этом случае трицепс оказывается расслабленным, тогда как бицепс начинает активно сокращаться. Если воспрепятствовать бицепсу привести руку в движение, выпуклость на задней поверхности плеча, объясняющаяся сократившимся трицепсом, на глазах становится меньше и уплощается. При пальпаторном исследовании мышцы можно установить, что последняя внезапно или почти внезапно теряет упругость; в то же самое время упругость бицепса увеличивается. Движение конечности, если не препятствовать его осуществлению, представляет собой сгибание с некоторой супинацией. Следует отметить, что в этом эксперименте не каждый участок значительной по объему массы трицепса расслабляется: та часть мышцы, которая лежит между плечевой костью и лопаткой, в этом опыте не расслаблялась. Эта часть мышцы, если лопатка фиксирована, действует как ретрактор плеча и не нужна в качестве антагониста сгибателя локтя. Эту часть трицепса мы видели иногда участвующей в активном сокращении одновременно со сгибателями локтя. При использовании токов умеренной интенсивности мы наблюдали, что с одного и того же участка коры можно вызвать не только расслабление, но и сокращение данной мышцы, но что оба эффекта вызываются с различных, в отдельных случаях достаточно отдаленных друг от друга точек коры, хотя и с постоянством.

Аналогичные результаты мы получили в отношении мышц, воздействующих на тазобедренный сустав. У наркотизированного животного, бедро которого поддерживалось в состоянии сгибания (бедро были приведены к туловищу), раздражение области коры, с которой перед тем было получено разгибание в бедренном суставе при свободно свисающих конечностях, теперь вызывало расслабление флексоров бедра с одновременным активным сокращением экстензоров.

Мы специально исследовали состояние *m. psoas-iliacus* и *m. tensor fasciae femoris*, а также короткие и длинные приводящие мышцы. Каждая из них расслаблялась при соответственном раздражении коры. Если колено удерживалось экспериментатором, то в момент расслабления флексоров бедра оно ощутимо оттягивалось книзу вследствие активного разгибания бедра.

Точно также обстояло дело и с другими группами мышц-антагонистов как в области мелких апикальных сочленений, например флексоров и экстензоров пальцев, так и в области крупных проксимальных суставов, как например аддукторов и абдукторов плеча. На них же были отмечены также проявления реципрокной иннервации. Под антагонистическими мышцами я имею в виду только те мышцы, которые называются истинными антагонистами; я не включаю сюда случаи, когда одна мышца фиксирует сустав, позволяя тем самым другой мышце более совершенно осуществлять свое действие на другой сустав, т. е. то, что Геринг обозначал как псевдоантагонизм [168]. Геринг [169] детально исследовал координацию псевдоантагонистов в процессе осуществления акта сгибания пальцев в кулак. Он показал, если это движение вызвано у обезьяны путем раздражения мозговой коры, разгибатели кисти вводятся в действие одновременно с длинным сгибателем пальцев. Однако при этом не было отмечено, чтобы истинные антагонисты одновременно вовлекались в движение. То, что часть трицепса (оттягивающая плечо) активно сократилась бы именно тогда, когда другая часть (выпрямляющая локоть) расслабляется в полной мере, сравнимо с явлением, которое отмечается в конечности под влиянием спинальных рефлексов как в самом трицепсе, так и в четырехглавой мышце бедра. Бивор и другие показали, что различные части образования, которые в макроанатомическом смысле именуются как одна данная мышца, используются изолированно одна от другой в различных движениях. Геринг и я наблюдали на четырехглавой мышце бедра, что раздражение участка коры, с которого вызывается разгибание бедра, сопровождается расслаблением части этой мышцы, которая сгибает бедро, и сокращением другой части, которая разгибает колено. Я отметил также, что у обезьяны при раздражении коры, вызывающем сгибание колена, коленный рефлекс временно оказывается угнетенным или полностью подавленным.

Результаты, полученные при раздражении внутренней капсулы, были такими же впечатляющими, как и результаты, полученные с самой коры. С отдельных точек поперечного среза капсулы вызывалось расслабление различных мышц. Среди мышц, на которых проявлялось действие торможения, были: *m. supinator longus*, двуглавая мышца плеча, трицепс, дельтовидная мышца, разгибатель голени, группа подколенных мышц, сгибатели в области голеностопного сустава и грудинно-ключично-сосковая мышца.

Точки на поперечном срезе капсулы, с которых вызывались тормозящие влияния, были постоянны, т. е. расположение каждой оставалось в течение всего времени эксперимента одним и тем же. Поле капсулярного среза, с которого вызывается торможение активности, например трицепса, не идентично полю, откуда вызывается сокращение трицепса или той его части, где выявляется влияние торможения. С другой стороны, поле разреза внутренней капсулы, откуда вызывается торможение мышцы, соответствует полю, с которого вызывается сокращение антагонистов. Однако синхронное сокращение таких мышечных пар, как икроножная, длинная голенная мышцы, возможно получить и с коры. Из наблюдений видно, что реципрокная иннервация антагонистов выявляется при раздражении волокон внутренней капсулы. Тополянский [184] видел их, раздражая четверохолмие (кролик). Поэтому, возможно, что торможение, получаемое с коры мозга в этих случаях, не исключительно обусловлено взаимодействием корковых нейронов, а может быть, и вовсе не обусловлено им.

На основании своих наблюдений на кролике Экснер пришел к аналогичному заключению, что явления торможения локализуются главным образом в спинальных механизмах, хотя и вызываются с коры.

Мой собственный вывод заключается в том, что местом локализации торможения этих реакций с моторной коры является, вероятно, область слияния проводящих путей в общий путь, может быть — в месте слияния их в общий конечный путь, т. е. область моторного нейрона, или, точнее, — последний синапс. Однако вполне возможно, что в других полях один корковый элемент тормозит другой корковый элемент.

В ряде экспериментов была обнаружена такая же координация в «произвольных» движениях глаз у обезьяны. Когда у животных перерезались интракраниально III и IV черепные нервы, то спустя дней 10, по прошествии которых животные вполне оправлялись после операции, исследовались движения глазных яблок.

У таких животных, если взгляд их фиксировался на каком-либо предмете, например пище, которая находилась на уровне глаз и правее срединной плоскости, левый глаз (перерезались III и IV нервы слева) глядел прямо вперед, правый же отклонялся вправо. Если предмет сдвигался намного правее или только несколько правее, правый глаз следовал за ним, двигаясь по мере того как передвигался предмет, в то время как левый глаз оставался неподвижным, глядя в течение всего времени прямо перед собой. Если же предмет помещался слева от срединной плоскости, на него направлялись оба глаза и, по-видимому, совершенно точно. При перемещении предмета все дальше и дальше влево оба глаза следовали за ним в едином согласованном движении, совершенно неотличимым от нормального. Если предмет перемещался из области левого края поля зрения обратно к срединной пло-

скости, оба глаза следовали за ним совершенно нормальным образом. Если предмет внезапно передвигался из крайней левой области зрительного поля по направлению к срединной плоскости, оба глаза немедленно и одинаково быстро устанавливались параллельно этой плоскости. Или, если предмет внезапно отодвигался обратно из левого края зрительного поля к какой-либо точке, лежащей между этим краем и срединной плоскостью, оба глаза одновременно передвигались на ту величину, которая соответствует уменьшающейся девиации, считая от исходного положения. Эти движения должны означать, что в левом глазу расслабление наружной прямой мышцы идет параллельно, по степени выраженности и во времени, сокращению наружной прямой мышцы правого глаза. А действие левой прямой наружной мышцы дает, по-видимому, верную картину синхронного процесса, имеющего место в правой внутренней прямой мышце.

Интересно вспомнить, что в XVII столетии Декарт в своем труде «De Homine» [2], трактуя произвольные движения, высказал предположение относительно механизма боковых движений глазного яблока, изученных им довольно подробно, при осуществлении которых, по его мнению, проявляется реципрокная иннервация. Он утверждал, что жизненные духи проводились к наружной прямой мышце по каналам, снабженным клапанами в толще этой мышцы, и в то же время выводились из внутренней прямой мышцы, также по каналам с клапанами, так что в то время когда одна мышца напрягалась вследствие растяжения, другая расслаблялась вследствие опорожнения. Он приводит собственноручный рисунок, иллюстрирующий действие описываемого им механизма (рис. 73). Имеется существенное сходство между схемой Декарта и схемой реципрокной иннервации, если не принимать во внимание, что Декарт представлял себе этот механизм как периферический, и то, что мы теперь обозначаем как торможение, локализовалось им в мышце, а не в самих нервных центрах.

Далее, в начале прошлого столетия (1823 г.) Чарльз Белл в предисловии к «Философским трудам» [12] предполагал о существовании подобного же рода координирующего механизма при выполнении произвольных движений. Он писал: «Нервы настолько часто рассматривались как приборы, стимулирующие мышцы, вне их способности оказывать противоположное действие, что необходимы дополнительные демонстрации в этом направлении. Через посредство нервов устанавливается не только связь между мышцами, благодаря которой мышцы объединяются для осуществления единого усилия, но и то взаимоотношение между классами мышц, посредством которого одна мышца расслабляется, а другая сокращается. Я подвешивал груз к сухожилию разгибающей мышцы, который слегка растягивал ее, и нашел, что сокращение антагониста-сгибателя сопровождалось в этих условиях опусканием груза, что указывало на расслабление разгибателя... Если по-

добные вза-
мышцами
пределени
сокращаю
себе тормо
предполож
может выз



А - собствен
ния 1862 г
гонистичес
текст «De l

повернуто
ной прозо
нерва на м
Веберами
действия,
в своих э
как ошиб
Что к
можно на
жении так
ыми рефл
жены, чем

добные взаимоотношения между мышцами век и верхними косыми мышцами глазного яблока обеспечиваются соответственным распределением нервов, первые должны расслабляться, когда вторые сокращаются». Однако, подобно Декарту, Белл также представлял себе торможение как явление периферическое. Он говорит: «Если предположить, что влияние IV нерва в определенных случаях может вызывать расслабление мышцы, то глазное яблоко должно

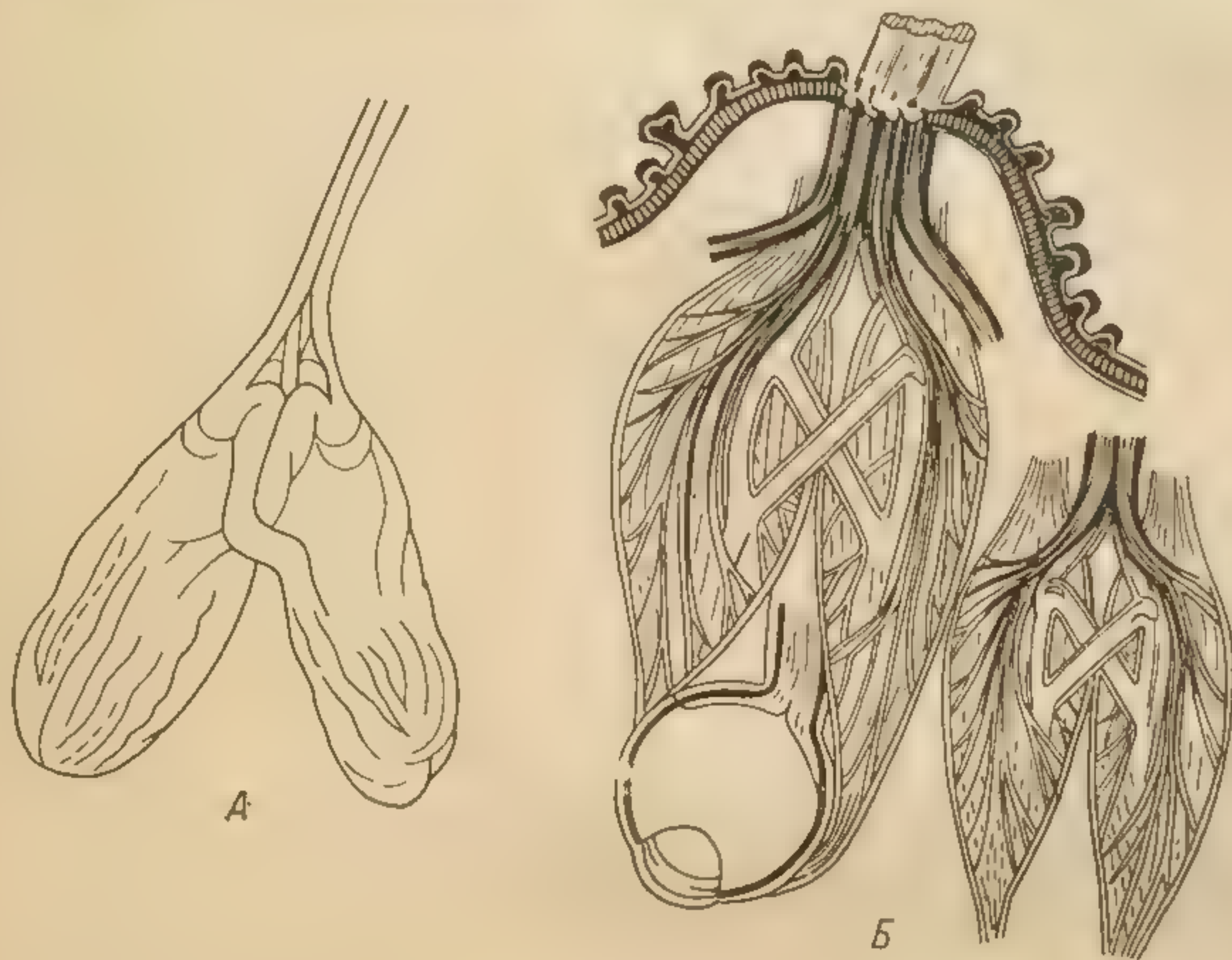


Рис. 73.

А — собственноручный рисунок (слегка изменен) из «De Homine» Декарта издания 1662 г., которым он иллюстрирует свое представление о координации антагонистических мышц глазного яблока; Б — рисунок, иллюстрирующий тот же текст «De Homine» издания 1677 г. (на этом рисунке набросок Декарта значительно изменен).

повернуться кверху». Таким образом, Декарт и Белл с удивительной прозорливостью усмотрели существование такого влияния нерва на мышцу, которое позже было в действительности открыто Веберами [21] в виде тормозящего действия вагуса на сердце — действия, которое Фолькманн [17] еще до Веберов наблюдал в своих экспериментах, но, не ожидая их увидеть, отбросил их, как ошибочные и обусловленные погрешностями опыта.

Что касается отчетливых объективных различий, которые можно наблюдать между движениями, полученными при раздражении так называемой моторной коры, и спинальными двигательными рефлексам, то эти различия по большей части менее выражены, чем можно было бы предполагать. Общее положение о том,

что уровень координации движений первого рода более высок, безусловно, верно, однако детального объяснения ему не найдено. Даже простейшая координация должна быть достаточно совершенной. Координация, при посредстве которой отводится нога, в спинном флексорном рефлексе, по-видимому, настолько же совершенна, насколько она совершенна в том случае, когда нога отводится в результате раздражения коры. Правда, у собаки, когда она совершает чесательное движение, вызванное в качестве спинного рефлекса после перерезки спинного мозга, лапа (в моих собственных опытах) практически никогда не достигает того участка тела, где наносилось раздражение, хотя в общем и направляется к этой точке. Если бы движение было вызвано с коры, то следовало бы ожидать, что оно будет в указанном отношении более совершенным. Однако мне ни разу не удавалось получить это движение, раздражая кору, почему я и не могу ничего сказать относительно подобного сравнения.

Весьма вероятно, что в условиях высококоординированных реакций одновременно вводится в действие (или выводится из него) более обширная группа рефлекторных систем, чем в условиях только спинально-рефлекторных реакций. Мы вынуждены, однако, допустить, что общее количество мускулатуры, введенное в действие посредством фокального раздражения коры, в некоторых случаях крайне ограничено. Так, Грюнбаум и я наблюдали, что у шимпанзе и у гориллы каждый палец на руке может быть приведен в движение изолированно посредством раздражения коры. Мы не должны забывать, однако, что даже в случае незначительного движения поле торможения может быть все же чрезвычайно обширным. Так, например, я имел возможность наблюдать торможение мышц плеча, когда в результате раздражения коры большой палец приводился в движение при предварительной фиксации плеча.

Существует хорошо известный клонический последовательный разряд, который следует после раздражения коры. Однако выраженный последовательный разряд — обычное явление и для спинных рефлексов, он ритмичен в ритмичных рефлексах, тетано-клонический в тетанических рефлексах, например во флексорном рефлексе, и в иных случаях весьма длительный (рис. 48 и 56). По этому даже такое различие выражено менее отчетливо, чем принято думать. Некоторые другие различия представляются мне гораздо более существенными. Если спинальный рефлекс продлен вследствие интенсивной стимуляции, разряд распространяется, развивая то, что Джексон [35] называл маршем. Марш спинальной реакции имеет тенденцию пересекать срединную линию чаще, чем это делает марш корковой реакции, которая скорее имеет тенденцию к односторонней генерализации. Точно так же прогрессирование спинального марша осуществляется с большей скоростью, чем кортикального.

Очевидно, что подобные рефлексы (теперь будучи в фрагментах совместной работы одного, на противоположной половине вовлекаются невольно.

Неизбежно (без девятилетних полей сопряжения примера к ним яблок видеть, что относятся к реакции в отношениях возможности конвергенции правого и с симметрией ставляются локализуется и не сного поля реакции до к другой, ментальными парализуют мозга.

Ясно, что дружба лены для в области д коры полу Интересно билатерализация центр коре. Бывшие движения чаях, чем

Очевидно, в процессе синтеза движения у животного эти реакции, получаемые с моторной коры, подразделяются на три группы, подобные трем группам, намеченным выше для спинальных рефлексов (лекция 4). Одну группу составляют движения, которые, будучи вызваны с коры одного полушария, представляют собой фрагмент естественных движений, требующих в своей сложности совместной деятельности симметричных полей коры противоположного полушария. Открывание рта, полученное при раздражении одного, например левого полушария, осуществляется мышцами противоположной, т. е. правой половины рта, тогда как мышцы левой половины лишь едва вовлекаются в движение или вовсе не вовлекаются. Это корковое движение, очевидно, несовершенно и неполно.

Неизбежным выводом является, что в случае естественного (без девиации челюсти) открывания рта деятельности симметричных полей правой и левой коры оказываются сочетанными как сопряженные реакции. Во второй группе движений, в качестве примера которых мы видели сочетанную боковую девиацию глазных яблок в противоположную сторону, также можно без труда видеть, что реакции с симметричных полей правой и левой коры относятся друг к другу как антагонистические реакции. Подобные реакции взаимотормозятся. Они должны состоять в подобных отношениях взаимоторможения, даже будучи объединенными (возможность чего показали Мотт и Шефер), для того чтобы обеспечить конвергенцию зрительных осей при билатеральном раздражении правого и левого полушарий. В третьей группе случаев реакции с симметричных корковых полей левого и правого полушарий представляются независимыми друг от друга. Так, реакция с поля, где локализуется движение большого пальца, по-видимому, не усиливает и не ослабляет такую же реакцию, вызванную с симметричного поля противоположного полушария. Утверждать, что эти реакции действительно вполне нейтральны одна по отношению к другой, конечно, нелегко, так как соответствующие экспериментальные наблюдения были получены у животных под наркозом, парализующим многие координирующие механизмы головного мозга.

Ясно, однако, что те же общие типы взаимоотношений (содружество, интерференция, нейтральность), которые были выделены для бульбо-спинальных рефлексов, проявляются также и в области двигательных реакций, вызванных с симметричных полей коры полушарий.

Интересно, что полная, т. е. совершенная, уравновешенная билатеральность двигательного представительства, с которым связан центр речи Брока, является явным исключением в моторной коре. Бивор и Хорслей указывали, что полностью билатеральные движения представлены в коре в значительно более редких случаях, чем обычно считают.

Я склонен думать, что даже незначительная группа таких движений, которую они принимают, должна быть еще сокращена за счет исключения из нее жевательных движений. Определенно то, что для группы движений, которые должны быть представлены вполне билатерально в поле одного полушария, но иначе — в соответствующем поле другого полушария, взаимоотношения в моторной коре, которые обычно приписываются центру Брока, представляются полностью неясными. Это показывает, насколько отличной должна быть активность поля Брока от активности других полей так называемой моторной коры. Грюнбаум и я, экспериментируя на человекообразных обезьянах, не получили данных в пользу существования у них центра Брока.

Значительное сходство движений, полученных при раздражении моторной коры, и спинальных рефлексов весьма отчетливо, но тем не менее авторы не настаивают на истинности этого наблюдения. Мы видели, что локальные рефлексy, получаемые в различных областях тела при помощи раздражения афферентных путей этих областей, характеризуются определенными и постоянными качествами. Так, раздражения путей, направляющихся к передней конечности, вызывают поднятие этой конечности с одновременным сгибанием в локте и сгибанием в плечевом суставе; раздражения, посланные к задней конечности, ведут к отдергиванию ее со сгибанием в колене, бедренном суставе и дорсальным сгибанием стопы; раздражения в полости рта вызывают открывание его, и т. д. Поскольку эти движения совершенно очевидно являются локальными спинальными реакциями, их преобладание также объясняет редкость некоторых движений как локальных спинальных реакций.

Разгибание задней конечности действительно может быть вызвано в качестве спинального рефлекса при помощи раздражения специальной формы, но последнее должно быть приложено к определенной точке лапы и приводило к ожидаемому эффекту только после того, как исчезли все проявления спинального шока, тогда как флексорный рефлекс мог быть получен при помощи раздражений различной формы, приложенных практически к любой точке кожного покрова конечности и уже в пределах первого часа после перерезки спинного мозга. В отдельных случаях мне удавалось вызвать закрывание рта, вместо открывания его, раздражая отдельные участки губы у децеребрированного животного, но даже в этом случае рефлекс обычно не был постоянным. С другой стороны, рефлекторное открывание рта легко и постоянно может быть получено с различных точек полости рта. Равным образом разгибание в локте как локальный рефлекс, вызываемый раздражениями, приложенными к передней конечности, мне практически неизвестно.¹

¹ Разгибание в локте и в колене, конечно, легко получить в качестве перекрестных рефлексов и в качестве составных частей рефлекторных реак-

Те же движения, которые практически отсутствуют как локальные бульбо-спинальные рефлексы спинального или децеребрированного животного, точно так же практически отсутствуют или же вызываются непостоянно или проявляются неполно [304] и при соответствующих раздражениях коры. С другой стороны, движения, постоянно и легко вызываемые в качестве локальных рефлексов, широко представлены в моторной коре [304].

В свете наблюдений, приведенных выше и показывающих, что реципрокная иннервация является видом координации, широко представленным в реакциях, получаемых с моторной коры, это незначительное количество определенных движений, как например разгибание колена или закрывание рта, не означает, что разгибательные мышцы колена или мышцы, закрывающие рот, не представлены в коре. Это не означает также, что кора связана только с одними флексорами и не связана с экстензорами, а показывает, что обычным влиянием коры на экстензоры является торможение. Это не значит, что экстензоры и мышцы, закрывающие рот, не имеют коркового представительства, но говорит о том, что нормальное представительство в коре в обычных условиях эксперимента проявляется в форме торможения и вне специально организованного исследования от наблюдателя ускользает.

Поскольку, как показано выше, стрихнин и тетанотоксин переводят некоторые виды торможения в возбуждение, мы поставили своей целью дальнейшее исследование этой стороны дела. По моим данным, исключительно редким является первичное разгибание колена противоположной стороны как моторный ответ, получаемый с коры мозга кошки, или даже как вторичное движение. При исследовании коры посредством униполярного раздражения фарадическим током мне часто не удавалось получить эти движения в течение целого ряда наблюдений. С другой стороны сгибание колена постоянно. После воздействия стрихнина разгибание колена постоянно получается с коры, с тех именно точек ее, с которых до применения стрихнина вызывалось сгибание. Это извращение эффекта не так легко получить, как извращение спинального рефлекса. Требуется или большая доза стрихнина, или более длительное время его действия. При повторном введении дозы, на ранних этапах эксперимента, наблюдается период, когда рефлекторное спинальное торможение экстензоров уже превратилось в возбуждение, но кора мозга еще вызывает сгибание колена, а не разгибание его. Извращение эффектов на уровне коры в моих опытах требовало доз, которые вызывают время от времени судорожные припадки. Я видел сразу после сильных судорог, как кора оказывалась или неспособной вызвать никакого движения колена или не могла вызвать сгибание его, хотя несколько раз она вызывала разгибание колена.

Такие рефлексы я не включаю в категорию локальных рефлекторных реакций.

Тетанотоксин также превращает кортикальное сгибание в разгибание. В этом случае эффект более выражен, так как если исследование коры осуществляется вскоре после введения умеренного количества токсина, наступает тетанус локальный, ограничивающийся конечностью, в которую вводился токсин. После этого, если тетанус локализован на одной задней конечности, например на левой, соответствующее поле правого полушария вызывает разгибание, в то время как симметричное поле левого полушария вызывает сгибание колена.

Эти явления более основательно изучены на низших обезьянах. По моим данным, первичное разгибание противоположного колена при раздражении коры этих животных, как у кошки, исключительно редкое явление. Можно проделать значительное количество экспериментов и не получить ничего. Даже в качестве вторичного движения оно весьма скудно представлено в коре. На двадцать случаев сгибания колена, по моим данным, часто нелегко отметить одно разгибание в этом суставе. Но после введения тетанотоксина или стрихнина все «поле ноги» в коре, со всех точек его поверхности, может при раздражении не вызывать ничего, кроме разгибания ноги, в процессе чего отчетливо выступает разгибание колена как составная часть первичного сложного движения. Это особенно заметно, если тетанус только локальный и ограничивается мускулатурой задней конечности, например левой. «Поле ноги» правого полушария в этом случае дает всегда разгибание в колене, а раздражение «поля ноги» левого полушария вызывает нормальные сгибательные движения. «Поле ноги» правой коры вызывает даже со многих своих точек разгибание правого колена и голеностопного сустава, как и на левой ноге, но менее интенсивно. «Поле ноги» левого полушария почти или вовсе не вызывает подобных реакций.

В условиях умеренной фарадизации «поле ноги» у низшей обезьяны, по моим данным, приводит в движение, помимо передней одноименной конечности, заднюю конечность одноименной стороны, однако движения ее невелики и вызываются редко и с большим трудом, чем у кошки, хотя у обоих животных вызываемое движение одно и то же, а именно разгибание. Таким локализованным может быть токсическое действие на ранней фазе, когда можно еще получить извращение обычного коркового влияния на движение колена, тогда как при раздражении того же полушария движения бедра и стопы могут еще оставаться обычными (сгибание).

Так же обстоит дело и с «полем передней конечности» у кошки, что, по моим данным, явление далеко не редкое. С коры этого поля вызывается первичное разгибание в локте противоположной стороны. Сгибание получается без труда и достаточно постоянно. Стрихнин изменяет дело: та самая поверхность коры, с которой вызывалось сгибание, теперь вызывает разгибание и достаточно интенсивное. Однако необходимая для этого доза стрихнина оказы-

вается большей, чем в случае извращения спинального рефлекса. В последнем случае в самом процессе извращения обнаруживаются фазы, о которых говорилось выше в отношении торможения движения колена и его извращения при раздражении подколенного нерва у обезьяны. Судя по моим данным, действие стрихнина и тетанотоксина на этом этапе у большого числа других животных часто противоположно действию их на стадии большого судорожного припадка.

Я наблюдал действие этих ядов, которые, хотя и вызывали вначале разгибание локтя или кисти, в последующем вели к сгибанию в локте. В одном случае у обезьяны, у которой тетанус стал общим в том смысле, что только одна конечность осталась не вовлеченной, пораженная рука была сильно вытянута и ригидна в локте с несколько отведенным плечом. Однако у меня во всех случаях, где вследствие введения токсина в срединный или локтевой нерв появлялся локальный тетанус руки, конечность оказывалась ригидно вытянутой в локте и оттянутой в плечевой области. В этих случаях фарадическое исследование коры показывало, что небольшой участок «поля руки», управляющий только разгибанием локтя, оказывался увеличенным до размеров всего «поля руки». Под действием токсина кора, которая в нормальных условиях у кошки вызывает сгибание в противоположном локте и разгибание в локте одноименном, вызывает разгибание в локтях обеих рук, если имеется тетанус на противоположной конечности. Разгибание в локте иногда изолированное, чаще в виде плавного или быстрого движения, сопровождающегося оттягиванием плеча или разгибанием кисти, вызывалось со всех точек всей поверхности «поля руки».

Это поле с демонстративной реакцией обнаруживалось особенно легко, так как его крайние границы оказывались более широкими, чем обычно, внедряясь или перекрывая (в условиях слабого или умеренного раздражения) «поле ноги», расположенное над ним, и «поле лица» — под ним, а также простираясь далеко вперед, выше прецентральной борозды, оставаясь необнаруженным лишь на свободной поверхности восходящей париеальной извилины. Ни с одной точки этого обширного «поля руки», несмотря на повторные попытки, не было получено сгибания в локте, в плечевом или лучезапястном суставах (рис. 74). При фарадизации различной интенсивности точек, с которых в нормальных условиях эти движения вызываются с наибольшим постоянством, во всех случаях было получено разгибание, а не сгибание.

Такие отношения могут иметь место при тетанусе в пределах «поля руки» в одном полушарии или даже в обоих полушариях; при этом с «поля ноги» каждого полушария вызываются сгибания в колене, тазобедренном и голеностопном суставах и другие обычные формы реакций. Тетанус, вызванный введением токсина в руку (например, в срединный или локтевой нервный ствол),

захватывает последовательно вслед за этой рукой соседнюю руку и мышцы рта раньше, чем задние конечности, хотя коленный рефлекс на гомонимной стороне может оказаться весьма высоким. В условиях децеребрационной ригидности, например у кошки, мышцы, закрывающие рот, находятся в состоянии тонического сокращения, удерживая рот почти закрытым [182]. При раздражении любой точки обширного «кожного поля», с которого

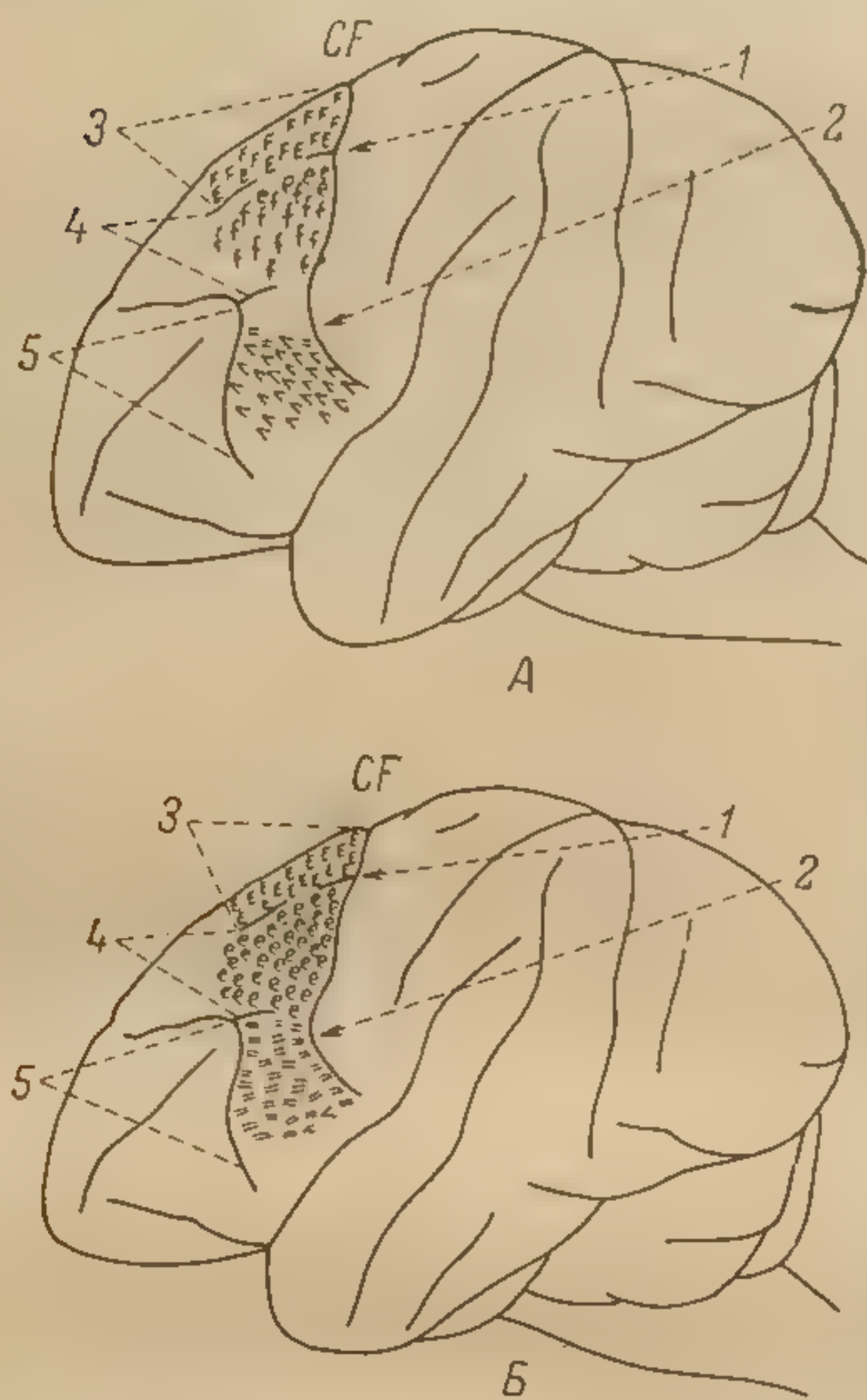


Рис. 74. Схема, иллюстрирующая изменения, вызываемые тетанотоксином в функциональной топографии моторной коры обезьяны *Cercothrix*.

CF — центральная извилина; F — сгибание колена; E — разгибание колена; f — сгибание локтя; e — разгибание локтя; знак < означает открывание рта; знак = означает закрывание рта. 1 — тело (на A — вентральное сгибание, на B — дорсальное); 2 — шея (на A — поворот, на B — вытягивание); 3 — нога; 4 — рука; 5 — лицо. Распределение этих обозначений на рисунке указывает примерное расположение поля, с которого могут быть получены обозначенные движения до (на A) и после (на B) возникновения тризма. На B, около наиболее низко лежащей части «поля лица», расположен участок, еще вызывающий открывание рта. В эксперименте, на основании которого составлен рисунок, местом введения была нога, откуда токсическое действие достигло челюсти сравнительно нескоро. Если бы исследование коры было продлено, открывание рта, возможно, перешло бы в закрывание, получаемое со всех участков коры.

обычно получается рефлекс открывания рта с одноименным торможением мышц нижней челюсти, этот рефлекс получается легко и с большим постоянством или при фарадизации афферентной ветви тройничного нерва, или же, как показали Вудворт и я [275], даже при раздражении отдельных афферентных нервов, например подошвенного. В данном случае сокращение мощных мышц, закрывающих рот, рефлексивно тормозится, в то время как более слабые мышцы, открывающие рот, рефлексивно возбуждаются. Создается впечатление, что мы имеем дело со случаем, аналогичным описанному для клешни *Astacus*, с той только разницей, что торможение здесь центральное, а не периферическое. Это рефлексивное открывание рта децеребрированного животного превращается в рефлексивное закрывание вследствие действия тетанотоксина или стрихнина, причем торможение более мощных мышц, закрывающих рот, превращается в возбуждение.

Точно так же если «поле лица» коры мозга обезьяны тестировать с помощью фарадического тока после воздействия на нее стрихнина, точки поверхности коры, до стрихнизации вызывавшие постепенное открывание рта, начинают вызывать плотное закрывание его. В данном случае закрывание рта представляет собой движение, очень ограниченно представленное в коре обезьяны, даже человекообразной. С другой стороны, открывание рта постоянно и легко вызывается с обширного «поля лица». В случае, когда получается постоянная реакция открывания рта, можно выделить еще одну зону, перекрывавшую первую, с которой Ферье [70], впервые обнаруживший ее, сумел получить «чередующиеся и ритмичные открывание и закрывание рта», какие наблюдаются при кормлении.

Под действием тетанотоксина (рис. 74) и стрихнина все это сложное поле не только перестает вызывать открывание рта (постоянное, или ритмичное), но вызывает закрывание его, нередко сопровождающееся заметным втягиванием языка. Для осуществления подобного извращения в моих опытах требовались большие дозы стрихнина, чем для превращения сгибания колена в разгибание его. При действии токсина такое превращение более выражено, если наблюдение производится на ранней стадии интоксикации, поскольку оно может быть обнаружено на этапе, предшествующем наступлению общих судорог с «поля лица» одного полушария² без или почти без вовлечения «поля лица» другого полушария. У одного и того же индивида реакции с нормального поля, таким образом, можно сравнивать с реакциями измененного поля.

Тетанотоксин обнаруживает отчетливо избирательное влияние на механизм закрывания рта. После введения его в заднюю ногу, даже до очевидного появления местного тетануса в соседней симметричной конечности, возникали легкое уплотнение мышц челюсти и фиксация губ, что в отдельных случаях являлось признаком того, что общий тетанус уже начался. Это имело место раньше, чем появлялись признаки общего судорожного припадка с вовлечением рук. Тетанотоксин также несомненно усиливал реакции с корковых полей, приводящие к укорочению шеи и брюшной стенки (рис. 74).

Нарастание изменений, вызванных этими агентами в процессе перехода реакций с коры от их обычной формы к диаметрально противоположной, по-видимому, предполагает существование тех же ступеней, что были отмечены при извращении тормозного действия подколенного нерва на разгибатели колена. Можно обнаружить стадии, когда тормозное действие выражено меньше, чем в нормальных условиях, но оно не сменилось еще возбуждением. При открывании рта, вызванном с коры, на ранней ступени

² Полушарием, «поле лица» которого в случае введения яда в конечность подвергалось воздействию его раньше, было полушарие, контралатеральное по отношению к стороне введения яда.

тетануса можно обнаружить стадию, когда фарадизация вызывает небольшое открывание рта — так сказать, простое расслабление мышц челюсти, определенно менее интенсивное, чем в норме. Точно так же корковое «поле ноги» на раннем этапе развития тетануса обуславливает некоторое, хотя и необычное преобладание плантарного разгибания над дорсальным сгибанием в голеностопном суставе, тогда как симптоматическое разгибание колена еще не вызывается, хотя сгибания колена уже почти нет. Ни под действием тетанотоксина, ни под влиянием стрихнина я не наблюдал превращения торможения приводящей мышцы в возбуждение.

Описанные наблюдения дают некоторое представление о природе по крайней мере части явлений, имеющих место при тетанусе или стрихнинном отравлении. Эти вещества грубо нарушают функции координирующих механизмов центральной нервной системы, поскольку они превращают реципрокные тормозящие влияния определенных и обширных мышечных групп, в нормальных условиях обеспечиваемых центральными нервными механизмами, во влияния возбуждающие. Пострадавший становится объектом нарушения координации, которая, хотя и не во всех случаях, сопровождается ощущением физической боли, обуславливает появление в ясном еще сознании ощущения мучительной беспомощности.

Любая попытка совершить те или иные двигательные акты, имеющие весьма существенное значение, как например взять пищу, сводится на нет вследствие одновременного возникновения попытки выполнить диаметрально противоположное движение. Попытка открыть рот, для того чтобы взять пищу или напиться, вызывает закрывание рта, так как нормальное торможение наиболее сильного комплекса мышц, закрывающих рот, вследствие действия агента превращается в возбуждение этих мышц. Более того, различные рефлекторные дуги, которые вызывают торможение этих мышц, теперь не только возбуждают их, но периодически, с большим или меньшим постоянством пребывают в состоянии высокой возбудимости, и попытка пострадавшего ограничить, затормозить их рефлекторное действие вместо расслабления мышц только повышает их возбуждение и углубляет тем самым ригидность, спазматичность, которые и без того прогрессируют.

Мне не представляется невероятным, что вирус бешенства способен таким же образом нарушить реципрокность иннервации, хотя точка приложения его, по крайней мере у человека, лежит в пределах не той группы механизмов, которые поражаются стрихнином или тетанотоксином, но в пределах сопряженной группы, а именно в области механизмов, регулирующих (посредством координации с участием торможения, как это показали Мальтцер и Кронекер) акты глотания и дыхания. В процессе наблюдений над реакциями коры под действием стрихнина или тетанотоксина я нашел немного данных, для того чтобы показать, что трансфор-

мация двигательных компонентов реакций обусловлена действием этих агентов собственно на кору. Извращение результата вполне объяснимо изменением в низших центрах, например спинальном и бульбарном, на которые влияет кора. Это особенно хорошо видно, когда токсин, введенный в правую руку, вызывая экстензорную ригидность в локте и ригидное скручивание шеи вправо, превращает сгибание, вызываемое с «поля руки» левого полушария, в разгибание при раздражении «поля руки» правого полушария и вызывает скручивание шеи вправо.

Огромная роль торможения в церебральных процессах проявляется в динамике мышления. Незначительная выраженность психических нарушений при стрихнинном отравлении или при столбняке указывает на различие между торможением в том виде, в каком оно встречается в бульбо-спинальных дугах, и торможением в других, чисто чувствительных и рецепторных элементах; различие, по-видимому, физико-химической природы.

Поэтому мы наблюдаем эти реакции, измененные в том же направлении вследствие действия стрихнина и столбняка, вызываем ли мы их с коры или с рефлекторных спинальных дуг. И еще одно сходство между представительством движения в моторной коре и бульбо-спинальном отделе, как механизма местных рефлексов, заключается в следующем. Если вызванное движение включает обе задние или обе передние конечности, оно на обеих конечностях носит противоположный характер. Так, перекрестное движение, сопровождающее сгибательный рефлекс, есть разгибание; то же имеет место, если с помощью раздражения коры (например, у кошки) вызвано сгибание, например правой передней конечности. Нередко оно вызывает движение, правда, более слабое, в левой конечности, и это движение, как отмечал Экнер [99], работавший на кролике, есть разгибание.

Местные рефлекторные движения, которые можно получить у бульбо-спинального животного, и реакции, получаемые с моторной коры наркотизированного животного, подобны друг другу. И те и другие составляют одну и ту же группу. Однако резко контрастирует с этой группой двигательная реакция, проявляющаяся при децеребрационной ригидности.

Децеребрационная ригидность [18] представляет собой состояние, наступающее в результате удаления переднего мозга посредством пересечения на каком-либо уровне среднего мозга или каудального отдела промежуточного.

Если у обезьяны или кошки перерезка произведена ниже или в области нижней половины продолговатого мозга и в случае необходимости было налажено искусственное дыхание, то, будучи подвешено, животное свисает с поддерживающих лямок с низко опущенной шеей, низко опущенным хвостом, а его свисающие конечности вялы и слегка согнуты. Передняя конечность чуть согнута в плечевом суставе, в локте и очень немного в лучезапяст-

ном суставе. Задняя конечность слегка согнута в тазобедренном суставе, в колене и в голеностопном суставе. Если подогнуть руку или ногу вперед и затем отпустить, конечность откачнется назад в положение равновесия, немного минуя его под влиянием силы тяжести, и раскачивается несколько раз туда и обратно, пока, наконец, не остановится в своем первоначальном положении.

С этим состоянием вялого паралича, наступающего после перерезки нижнего отдела продолговатого мозга, резко контрастирует состояние, наступающее после удаления полушарий головного мозга. В этом последнем случае животное, будучи подвешено точно таким же образом, как и после предыдущей операции, висит с передними конечностями, оттянутыми назад в области плеч, разогнутыми в локтях и несколько согнутыми в лучезапястных суставах. Кисть обезьяны своей ладонной поверхностью обращена несколько внутрь. Задние конечности также вытянуты и оттянуты назад; бедро разогнуто, колено весьма ригидно и также разогнуто, стопа несколько оттянута вперед. Хвост, несмотря на собственный вес, а у обезьян некоторых видов он достаточно тяжел, удерживается либо в выпрямленном и горизонтальном положении, либо же энергично загнут кверху. Имеет место небольшой опистотонус пояснично-крестцового отдела позвоночника. Голова удерживается в приподнятом состоянии против силы тяжести, и подбородок подан кверху вследствие сокращения и ретроротации черепа. Рот закрыт, и отмечается некоторая ригидность в мышцах, поднимающих нижнюю челюсть. Если конечности, или голову, или хвост толчком вывести из положения, которое они приняли, ощущается значительное сопротивление и, в противоположность животному с бульбарной перерезкой, при отпуске конечностей, головы или хвоста они мгновенно возвращаются в свое первоначальное положение и остаются в этом положении в течение некоторого времени в еще более ригидном состоянии, чем прежде.

Ригидность непосредственно обусловлена длительным спазмом определенных групп произвольных мышц. Основными являются мышцы головы и шеи, мышцы, поднимающие нижнюю челюсть и хвост, и разгибающие мышцы локтя и колена, а также плеча (дельтовидная мышца) и бедра. У собаки и кошки спинальный шок более сильно выражен на передних конечностях, децеребрационная ригидность более отчетливо проявляется также на этих же конечностях. Этот продолжительный спазм может поддерживаться, с перерывами, в течение четырех дней. Он усиливается и даже на фоне полного или почти полного отсутствия может быть быстро вызван с помощью пассивных движений данной части тела. Во время спазма нет заметного тремора в первые часы; в дальнейшем он иногда бывает.

Применение хлороформа и эфира, если оно продолжительно, полностью снимает ригидность. При перерыве в подаче наркотиков ригидность снова быстро возвращается.

Перерезка дорсальных столбов спинного мозга ригидности не снимает. Перерезка бокового столба в верхнепоясничной области снимает ригидность задней конечности той же стороны, где была произведена перерезка. Пересечение одного из вентролатеральных столбов (в шейной области) нарушает ригидность передних и задних конечностей на стороне перерезки.

Ригидность развивается или весьма несовершенно или вовсе не появляется в конечности, афферентные корешки которой были перерезаны за несколько дней до операции, вызывающей ригидность.

Если после удаления обоих полушарий головного мозга, даже когда ригидность поддерживается на своей максимальной высоте, обнажить и осторожно перерезать афферентные корешки, конечность внезапно падает, полностью расслабленная. Результат строго локален, т. е. ограничен одной конечностью, афферентные корешки которой перерезаны.

Децеребрационная ригидность выявляет рефлекторное возбуждение в тех самых группах мышц, которые, хотя в слабой степени, возбуждаются локальными рефлексам и моторной корой. Это не значит, что мышцы, обнаруживающие ригидность, полностью не управляются наличными спинальными рефлексам. Экстензорный толчок и некоторые перекрестные рефлекс свидетельствуют об обратном. Точно так же эти мышцы не полностью свободны от контроля со стороны коры. Разгибание локтя, получаемое с коры, опровергает это.

Однако эти примеры не умаляют значения общего положения, что сложная система мускулатуры, включая сюда разгибатели бедра, колена, плеча и локтя, а также мышцы, поднимающие хвост, голову и нижнюю челюсть, может оказаться заторможенной подавляющим множеством локальных спинальных рефлекс и реакций с «моторной» коры, но, наоборот, возбуждаться в системе рефлекторных реакций, осуществляющихся по локальным афферентным путям глубокой (проприорецептивной) чувствительности с помощью краниального механизма, расположенного между большим и продолговатым мозгом.

Прежде всего возникает мысль о мозжечке. Однако, как я установил, удаление мозжечка ригидности не снимает. Существенно, что вертикальное положение животного благоприятствует появлению и развитию ригидности. Мышцы, которые это положение преимущественно обеспечивают, это те мышцы, которые противодействуют силе тяжести. Во время стояния, ходьбы, бега конечности прогнулись бы под влиянием веса, не будь сокращения экстензоров бедра, колена, стопы, плеча, локтя; голова повисла бы, не будь сокращения мышц шеи; хвост и челюсть отвисли бы, не будь сокращения поднимающихся мышц. Все эти мышцы противодействуют силе тяжести, которая постоянно угрожает нарушить естественную позу животного. Сила действует

постоянно и мышцы обнаруживают постоянную деятельность. *т о н у с*. По-видимому, мы имеем в данном случае систему мышц, сведенных в определенное физиологическое единство. Характерной реакцией, проявляемой мышцами этой системы, является толчок, сухожильный феномен, сам по себе являющийся показателем постоянного и высокого рефлекторного тонуса.

Таким образом, две отдельные системы двигательной иннервации, по-видимому, контролируют оба состояния мускулатуры: одна система обеспечивает те проходящие фазы реакций повышенной интенсивности, которые составляют рефлекторные движения; другая поддерживает постоянство тонической реакции, которая обеспечивает длительное мышечное напряжение, необходимое для поддержания положения.

Первый этап движения стремится вызвать сгибание и вовлекает в условиях реципрокной иннервации торможение разгибательного возбуждения. Это торможение развивается в случае, если возбуждение распространяется по системе локального рефлекса, и в случае его распространения по двигательной коре. Те же мышцы, которые, с точки зрения наблюдателя, кажутся наиболее возбужденными вследствие влияния *т о н и ч е с к о й* системы, являются в то же время мышцами, заторможенными со стороны *ф и з и ч е с к о й* рефлекторной системы. А тоническая система, после того как в ней закончится торможение, будет участвовать в движении, возвращающем данную часть тела в исходное положение, имея, таким образом, свою долю в сменяющихся движениях и в компенсаторных рефлексах.

Обе эти рефлекторные системы, тоническая и фазическая, действуют совместно, оказывая влияния, дополняющие друг друга, в области различных мышечных систем. Можно ожидать, что лекарства и другие агенты, которые действуют на нервные процессы избирательно, в некоторых случаях облегчают действие одного или другого компонента этой двойной системы. Стрихнин и тетанотоксин, введенный животному с децеребрационной ригидностью, усиливает ее. Положение, принятое конечностями, шеей, хвостом, головой и т. д. во время стрихнинного отравления или при столбняке, во многих отношениях напоминает положение при децеребрационной ригидности. Имеются, правда, и отличия, например стопа часто ригидна и вытянута при столбняке, в то время как она редко поражена при децеребрационной ригидности; несмотря на это, общее сходство обоих состояний велико.

И точно так же, как определенные вещества проявляют свое действие более отчетливо на одном компоненте этой двойной системы, чем на другом, в случае других патологических процессов можно ожидать преобладания проявлений одного компонента над проявлениями другого. Джексон [75, 78, 189] с характерной для него проникновенностью мысли доказал около тридцати лет назад, что ригидность, наблюдавшаяся при гемиплегии (гемипле-

гическая контрактура), обусловлена не поражением мозга и не боковым склерозом. Он говорил: «Пока первичное поражение мозга (склерозу бокового столба) считается причиной тонического состояния мускулатуры. Я полагаю, что ригидность обусловлена не антагонистическим влиянием мозжечка. Пока большой мозг иннервирует мышцы и управляет их движениями от наиболее произвольных (конечности) до наиболее автоматических (туловище), мозжечок иннервирует их в противоположном отношении. Это равносильно утверждению, что мозжечок является центром длительно протекающих движений, а большой мозг — центром движений, быстро сменяющих друг друга. Таким образом, во время ходьбы мозжечок стремится закрепить все мышцы; сменяющиеся движения ходьбы являются результатом церебральных разрядов, преодолевающих особым образом противоположное по характеру тоническое влияние. Когда влияние большого мозга оказывается в течение длительного времени вследствие заболевания мозга, как например при гемиплегии, снятым с частей тела, которые мозг контролирует в наибольшей степени (нога и рука), влиянию мозжечка больше ничего не противостоит; это влияние осуществляется теперь беспрепятственно; отсюда ригидность мышц, которые в нормальных условиях иннервируются мозжечком. Спинные мышцы — это мышцы, которые головной мозг контролирует меньше остальных, а мозжечок, наоборот, контролирует больше, чем другие мышцы. У здорового все мышцы тела в целом имеют двойную иннервацию — как со стороны большого мозга, так и со стороны мозжечка: имеет место комбинирование антагонистических влияний со стороны двух крупных нервных центров».

Этот взгляд Джексона находит подтверждение в работе Лючиани и Стефани, посвященной мозжечку. Вернике [119a], Манн [153a] и Левандовский [312] также указывают, что парез (при поражении большого мозга) избирает одну из антагонистических групп мускулатуры конечностей. Мы можем с большой долей вероятности искать в афферентных нервах мышц (в особенности мышц, противодействующих силе тяжести) и в нервах ушного лабиринта (тонус лабиринта Эвальда) источники влияния, которые Джексон считал церебеллярными. Эти источники не оказывают существенного влияния на его схему клонической (я бы предпочел сказать «фазической») и тонической иннервации. Хотя и мы также должны допустить, что кортикальная иннервация, хотя преимущественно и фазического характера, в нервной степени также тонична. Левандовский [312] в своей работе, посвященной гемиплегической контрактуре, определенно придерживается этой точки зрения.

Возникает вопрос в отношении нервного тонуса скелетной мускулатуры. После опыта Бронгиста было доказано существование нервного тонуса в различных мышцах и рефлекторное

происхождение его. Однако оставался неясным вопрос в с е ли скелетные мышцы обычно обладают рефлекторным тоном или только некоторые из них? В различных экспериментах (Гейденгайн, Вундт) в мышцах, служивших в качестве объектов исследования, тонус обнаружен не был. Если реципрокная иннервация антагонистических мышц, которая проявляется в столь многочисленных рефлексах, проявится и в тонических рефлексах, то в случае, когда одна мышца обнаружит тоническое напряжение, антагонист ее такового не обнаружит, оказавшись в состоянии небольшого рефлекторного торможения. До сих пор мы не имеем убедительного доказательства подобного предположения. Слабое стабильное возбуждение, которое является следствием рефлекторного тонуса, обнаружить часто нелегко. Уловить слабое стабильное торможение было бы еще труднее. Однако избирательное распределение явлений разгибательного толчка в пределах одной мышцы каждой антагонистической пары, например *gluteus*, *vasto-crureus*, *masseter*, и отсутствие этих явлений в пределах мышц, антагонистов по отношению к перечисленным, заставляет думать, что в данных условиях рефлекторный тонус может ограничиться одним членом каждой антагонистической пары, а именно тем ее членом, который пребывает в состоянии тонического напряжения, противодействуя, например, силе тяжести в целях сохранения обычного для животного положения тела.

Я несколько акцентировал общее сходство между движениями, вызываемыми с «моторной» коры, и локальными рефлекторными спинальными движениями. Между ними имеются также и значительные различия.

Спинальные рефлекторные движения обслуживают только очевидные защитные, связанные с воспроизведением рода или висцеральные функции, с одной стороны, а с другой — обеспечивают привычные для животного двигательные акты. Они вызываются стимуляцией ноцицептивных или сексуальных кожных нервов или висцеральных афферентных волокон. Они не связаны непосредственно с прикосновением. Существование спинальных рефлексов, вызванных одним только прикосновением, — не говоря о том вредящем прикосновении, которое вызывает чесательный рефлекс или мигательные движения, — на мой взгляд, не может считаться установленным, как проявление деятельности нормального спинного мозга. Точно так же я полагаю, что у кошки и у собаки после децеребрации ни одно чисто слуховое раздражение не в состоянии вызвать рефлекс,³ как не в состоянии сделать это и зрительное раздражение, хотя оптические тракты и их связи в среднем мозге при децеребрации не повреждались. С другой стороны, различные движения, которые можно получить, раздра-

³ Я видел, как оно все же вызывало рефлекс, когда децереброванное животное находилось под действием большой дозы атропина.

жая двигательную кору, носят характер возможных ответных реакций на тактильные, слуховые или зрительные раздражения; например, сжимание пальцев в кулак, пастораживание ушей, открывание глаз и поворачивание головы в направлении взгляда.

Соединение кортикальной реакции со спинальным рефлексом, по-видимому, имеет место в некоторых реакциях у собак. Так, можно видеть, как нормальная собака как бы ослабляет и прерывает чесательный рефлекс. Дарвин [50] обращает внимание на особенность в поведении собаки во время дефекации. «Собаки после дефекации часто производят всеми своими четырьмя лапами несколько скребущих движений спереди назад, даже если они находятся при этом на гладкой каменной мостовой, как бы для того, чтобы покрыть свои экскременты землей, примерно так же, как это делают кошки». У спинальной собаки дефекация также сопровождается рядом энергичных движений задних конечностей, направленных назад. Движения передних конечностей я наблюдать не мог, так как перерезка была произведена недостаточно краниально, для того чтобы обеспечить им возможность чисто рефлекторных действий. Однако это движение задних конечностей наступает в качестве рефлекса у спинальной собаки практически неизменно тотчас же вслед за эвакуацией кала. У нормальной собаки, как отмечает Дарвин, эта реакция различна; она часто наступает не тотчас после эвакуации. Рефлекс, очевидно, обнаруживает различные модификации вследствие церебрального контроля и управления.

Мне представляется, наконец, что число рефлекторных действий, которые нейтральны по отношению друг к другу (с точки зрения изложенного в лекции 2) и протекают при наличии коры, меньше, чем число их в условиях, когда кора удалена. Это сопоставление говорит в пользу того, что кора повышает уровень организованности движений животного.

Поскольку общей согласованности, так же как и разнообразия, больше в тех движениях животного, с помощью которых реализуются взаимоотношения с внешней средой, чем в тех, которые осуществляют взаимоотношения организма с внутренней средой (понимая под последней часть внешнего мира, заключенного внутри дыхательной и пищеварительной полостей), представительство висцерального движения в коре будет относительно менее значительным и будет составлять главным образом из представительства тех отделов пищеварительного канала, которые выходят на поверхность тела.

Реакции рецепторных органов, которые реагируют на раздражения на расстоянии, характеризуются особенно обширным корковым представительством. Эти рецепторы больше, чем другие, призваны контролировать скелетную мускулатуру животного как единого целого. Вклад, сделанный большими полушариями в обеспечение целостности двигательной системы

животного, в значительной мере может быть сведен к их влиянию на остальные рефлексy в направлении подчинения их реакциям с дистантных рецепторов. Такое утверждение вследствие своей категоричности может показаться доктринерским. От этого я постараюсь по возможности освободить его в следующей лекции.

Что касается значения класса движений, которые могут быть вызваны с так называемой моторной коры, т. е. вопроса, представляют ли они шаг в направлении психической интеграции, выражают ли двигательный результат психической интеграции, или же являются составной частью в обоих случаях, то это чрезвычайно интересный, но вместе с тем и такой вопрос, на который в настоящее время ждать удовлетворительного ответа нет оснований. В отношении сравнительно более узкого вопроса, в аспекте этих лекций, а именно, вопроса о более простых элементах нервной интеграции, двигательные реакции, полученные с так называемой «моторной» коры, являются доказательством, подтверждающим точку зрения, высказанные выше по отношению к низшим рефлексорным реакциям.

Это интересно, поскольку следует принять, что движения, вызванные с коры, более высокого порядка, чем любые из последних. Тем не менее, по моему разумению, это все же только элементы движений, движений, которые представляют только части нервного разряда, исходящего из мозга в условиях его нормальной деятельности как нерасчлененного целого. Результаты, которые представлены здесь перед вами, должны казаться весьма скромным вкладом на пути решения сложных вопросов о деятельности мозга. Самая скромность этих результатов должна помочь понять необходимость обратиться к новым методам экспериментального исследования, чтобы продвинуться в этой области. Особенно многообещающими мне представляются методы, которыми в течение последнего времени пользовались Франц, Торндайк, Йеркс и др. Сюда относятся, например, изучение влияния экспериментальных повреждений коры на произвольные движения, усвоенные незадолго до опыта и в индивидуальном порядке, т. е. в эксперименте. Несмотря на возражение Иксюля, сравнительная психология представляется мне не только возможным экспериментальным направлением в науке, но направлением уже существующим. Комбинируя методы исследования сравнительной психологии (например, лабиринтный тест) с методами экспериментальной физиологии, мы вправе ожидать скорого появления новых и существенных данных в направлении понимания движений как результата деятельности мозга.

Ф113

Краткое
система и не
ная нервная
тивных поля
торных орга
щих сегмент
ные вставоч
рецепторы
сивная аффе
Категория
Вторичное в
дугам. Тесна
с мышц и с л
пенсаторные
Нервная инт
ментарного
тавлий проп
тантной реце

Теперь
ных, хотя
некое общес
в целом, в
так как ее
были в сос
слишком сл
решения. С
нашей по
мере об од
а именно о
из огранич
к остальны
Мы вын
приведенны
ставлений

Лекция 9

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ МЕСТО И ДОМИНИРУЮЩЕЕ ПОЛОЖЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Краткое содержание. Простая рефлекторная дуга. Диффузная нервная система и нервная система, концентрирующаяся в сером веществе; центральная нервная система — ее часть. Нервная интеграция сегмента. Три рецептивных поля. Развитость экстероцептивного поля. Специализация рецепторных органов ведущих сегментов. Специализированные рецепторы ведущих сегментов — дистантные рецепторы; проецирование ощущений. Обширные вставочные пути, относящиеся к дистантным рецепторам. Дистантные рецепторы запускают предваряющие реакции. Обобщающие реакции; интенсивная афферентная окраска ощущений, относящихся к этим реакциям. Категория рецепции и локомоция. Голова в физиологическом аспекте. Вторичное возбуждение проприоцептивных дуг по отношению к остальным дугам. Тесная функциональная связь между центрипетальными импульсами с мышц и с лабиринта. Тонические рефлексы (положения тела и пр.) и компенсаторные рефлексы — характерные реакции этой объединенной системы. Нервная интеграция сегментарных последовательностей. Ограничение сегментарного распределения — фактор интеграции. Мозжечок — основной ганглий проприоцептивной системы. Большой мозг — ганглий системы дистантной рецепции.

Теперь мы можем попытаться построить на основании различных, хотя и неполных данных, которые были нами рассмотрены, некое общее представление о строении нервной системы животного в целом, в основном, конечно, о ее двигательном компоненте, так как ее собственно чувствительные компоненты мы едва ли были в состоянии исследовать. Вопрос этот представляется мне слишком сложным, для того чтобы ожидать успешного его разрешения. Однако мы будем вознаграждены, если в результате нашей попытки сумеем распознать хотя бы некоторое по крайней мере об одной наиболее существенной особенности общей схемы, а именно о господствующем положении, которое приобрел один из ограниченных сегментов — головной мозг, по отношению к остальным сегментам.

Мы вынуждены позволить себе некоторые повторения уже приведенных выше соображений, для того чтобы из этих сопоставлений извлечь новые выводы.

ПРОСТАЯ РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА

Если мы пожелаем увидеть рефлекторную дугу наиболее простого строения, то нужно признать, что у некоторых одноклеточных организмов, например *Vorticella*, мы обнаружим механизм, напоминающий нервную дугу весьма простого устройства. Этот механизм, состоящий из одной клетки, может быть подразделен на три составные части — рецептивную, проводящую и эффективную. У *Vorticella* рецептивным элементом является реснитчатый перистом; раздражение, достигающее этих ресничек на свободном конце клетки, вызывает сокращение мускульного волокна на фиксированном конце клетки. Так же обстоит дело с отдельными клетками *Poteriiodendron* (Фервори). У низших многоклеточных организмов встречаются подобные же механизмы. У *Actinia* имеются эктодермальные клетки, которые несут на своей наружной поверхности чувствительные волоски, а внутри клетки находится сократительное волокно, которое сокращается при раздражении чувствительного волоска.

После сказанного могло бы показаться вероятным, что у более высоко развитых организмов могут быть обнаружены примеры более глубокого дифференцирования участков отдельной клетки в направлении формирования структуры, более близкой простейшей рефлекторной дуге, которая принимается за типичный элемент истинной нервной системы. Подобное предположение не подтверждается. То характерное, что мы находим в простейшей дуге в организмах, обладающих нервной системой, есть проводник, который осуществляет передачу возбуждения от рецептора к эффектору и представляет собой отдельную клетку, вставленную между рецепторной и эффекторной клетками. На каждом конце эта отдельная проводящая клетка разветвляется. Ветвление на воспринимающем конце обеспечивает сообщение этой клетки не с одной, а с несколькими рецепторными клетками. Это должно давать возможность раздражению комбинироваться в нескольких рецепторных точках благодаря суммации в окончательную реакцию. При этом порог реакции понижается, и организм в этом отношении становится более чувствительным и более реактивным к воздействию внешней среды. В глубине, т. е. в области эффекторного конца, ветвление проводящей части приводит последнюю в контакт не с одной, а с несколькими эффекторными клетками. Таким образом, снова наступает понижение порога возбуждения, что дает нам право говорить об эффективном пороге.

Сокращение одиночного мышечного волокна в мышце практически неэффективно тогда, когда сопротивление и масса мышцы, а также ее нагрузка велики по сравнению с мощностью одного мышечного волокна. Но благодаря ветвлению двигательный нейрон получает в свое распоряжение большое число волокон.

Это должно вести к понижению эффективного порога реакции, и, таким образом, организм снова оказывается более полно «прилаженным» к раздражениям окружающей среды.

Однако — и это поразительный факт — нам неизвестны рефлекторные дуги, в которых нервный проводник, связывающий рецептор с эффектором, состоял бы на всем своем протяжении действительно из одного единственного нейрона. Во всех случаях по ходу проводника возможно насчитать по меньшей мере два нейрона. Хорошо известно, что последовательности такого рода у *Vorticella*, *Poteriodendron* и нервно-мышечные клетки гидры и актинии не обнаруживают и намека на особенность, которую мы признавали определяющей для строения рефлекторной нервной системы. Приведенные случаи даже в малейшей степени не вскрывают координирующего механизма, лежащего в основе деятельности общего пути. В этих случаях каждый эффектор ограничивается влиянием лишь одного рецептора, а каждый рецептор связывается лишь с одним эффектором. Мы видели, однако, что наиболее существенным и важным принципом строения нервной системы является то, что один эффектор может находиться в распоряжении многих рецепторов, а один рецептор способен привести в действие несколько эффекторов. Мы видели, что существуют два условия, которым должна удовлетворять нервная система. Первое это то, что эффектор находится в распоряжении нескольких рецепторов, которые могут его использовать одновременно и согласованно в более или менее одном и том же направлении. Это имеет своим результатом преимущественно суммирование всех реакций даже в том случае, когда рецепторы относятся к различным модальностям; вследствие суммации порог понижается и чувствительность организма по отношению к окружающим условиям повышается. Такое положение не может быть обеспечено одноклеточными структурами, о которых говорилось выше. Оно может быть достигнуто лишь после формирования общего пути, а самое это формирование возможно только при наличии проводящего отдела, состоящего из многих клеток. Второе условие, которому должна удовлетворять нервная система, заключается в следующем. Одноклеточная рефлекторная дуга (если ее можно так назвать) не только не дает возможности для осуществления плурицеллярной суммации, но не обеспечивает и другой функции — интерференции возбуждений. У высокоорганизованных животных активность одного эффектора может влиять на функцию другого, как например в случае с мышцами, которые в момент сокращения развивают обратную тягу на растягивающий их рычаг. Мы уже видели, как это незначительное смещение усилий нейтрализуется тем, что один из рецепторов обладает способностью не только привести в действие определенный эффектор, но также прекратить деятельность эффектора-антагониста. Мы видели, что это влияние проявляется не только

на периферии, но и внутри нервной системы, в области начала конечного пути. Одноклеточная дуга исключает существование общего пути. В ней поэтому отсутствует механизм, который делает возможным существование двух основных координирующих процессов — плюрицептивной суммации и интерференции. Без этих сторон нервная система оказывается лишенной своей наиболее существенной способности интегрировать деятельность группы органов или всего организма.

Поэтому следует помнить, что в нервной системе не только не существует единства: рецензор—проводник—эффектор, объединенных в одной клетке, но не обнаружено также ни одного случая, когда даже только среднее звено — проводник — составляется из одной единственной клетки (одного нейрона). Из других работ мы не знаем ни одного случая существования в нервной системе рефлекторной дуги, не содержащей элементов, соединяющих один нейрон с другим. И, по-видимому, общим правилом является то, что в местах подобных соединений не только один нейрон встречается с другим, но что несколько нейронов, конвергируя на одном, превращают этот последний в общий путь.

ДИФфузная нервная система и нервная система, концентрирующаяся в сером веществе; ЦЕНТРАЛЬНАЯ нервная система — часть этой последней

Термин «нервный центр», иногда подвергающийся критике, представляется, однако, полезным по нескольким причинам. Одним из основных положений, в аспекте которого рассматриваемая часть нервной системы называется центральной, является положение о том, что эта система является единым, хотя и составным целым. Нервная система в ее простейшей форме диффузна и представляет собой множество рассеянных механизмов (обеспечивающих только локальные процессы), обладающих значительной степенью автономии, хотя и находящихся в связи с непосредственно соседствующими аналогичными образованиями. Координация, осуществляющаяся диффузной нервной системой, не приспособлена для того, чтобы обеспечить в течение короткого времени совместное действие отдельных частей организма. Влияние этой системы реализуется медленно, и она вводит в действие эффекторы промежуточных областей. Поэтому она не способна полностью обеспечить интеграцию крупного и сложного индивида в целом или даже интеграцию его грубо дифференцированных отдельных частей.

Однако координация, которую она обеспечивает в пределах своего локального участка, может быть высокоэффективной. Взаимоприспособление, хотя и простое, и осуществляющееся на ограниченном участке, может оказаться не менее совершенным, чем координация с вовлечением сложных механизмов с широким

диапазоном влияния. Координация перистальтических движений кишки имеет место, как показали Бейлисс и Старлинг, даже если обеспечивается одной местной диффузной нервной системой, которая способна к совершенному таксису двух мышечных слоев, расположенных в органе антагонистически по отношению друг к другу. Она организует чередование расслабления одного координируемого элемента и сокращения другого, обнаруживая при этом примитивную и далеко не совершенную реципрокную иннервацию.

Эта диффузная система, по-видимому, единственная в таком организме, как медуза. Однако у высших организмов развивалась система более длинных прямых связей. Эта система синаптическая, т. е. содержащая соединения, которые относятся по своей природе к серому веществу. Эта синаптическая нервная система, сосуществующая с диффузной, в некоторых отделах господствует над последней. Так, она контролирует и определяет функции местной нервной системы внутренних органов (сердца, кровеносных сосудов), которая даже у высших животных форм остается диффузной.

Синаптическая нервная система создала как отличительную свою особенность центральный орган, так называемую центральную нервную систему; именно благодаря последней устанавливаются отношения между органами тела, значительно удаленными один от другого, включая сюда и отдельные компоненты диффузной нервной системы.

Часть синаптической системы, которая называется центральной, представляет собой тот ее отдел, где нервные пути от различных периферических органов встречаются и сливаются вместе, т. е. образуют общие пути. Поэтому мы вправе ожидать, что орган, в котором это слияние осуществляется, будет находиться где-то в середине всех путей, т. е. центрально. У животных с билатеральной симметрией тела этот орган должен располагаться там, где он и располагается в действительности, а именно на равном отдалении от обеих боковых поверхностей тела, и содержать, как это и есть в действительности, латерально симметричные половинки, соединенные поперечно идущими нервными путями, пересекающими среднюю линию. Этот центральный нервный орган содержит в себе почти все связи, существующие между множественными дугами. Аfferентные пути от воспринимающих органов соединяются с эfferентными путями эффекторных органов не только непосредственно, но и через посредство вставочных (Хантер, 1778) путей. Этот центральный переключающийся орган и называется поэтому центральной нервной системой.

У высших беспозвоночных эта система известна как продольный нервный ствол с ганглиями, надглоточными, подглоточными и т. д.; у позвоночных — как спинной и головной мозг. Этими различными анатомическими наименованиями обозначается один

и тот же физиологический орган. Для биолога было бы удобно, если бы для этого существовал единый термин. Мы видели, что этот орган служит местом встречи и слияния афферентных и эфферентных путей, но в силу своих физиологических особенностей является также органом, где рефлексы усиливают или ослабляют друг друга, где также наблюдается рефрактерность и меняются системы связей. Короче говоря, это орган координации, в котором из одновременно прибегающих и разнообразных возбуждающих процессов формируются упорядоченные акты, реакции, направленные на удовлетворение потребностей организма, и где эти реакции протекают в форме системных актов, характеризующихся определенной и четкой дифференцированностью и протекающих в виде последовательностей, также не смешивающихся друг с другом.

Благодаря развитию этих возможностей синаптическая система с ее центральным органом приспособлена к более быстрой, более широкой и более тонкой координации по сравнению с диффузной нервной системой. Помимо этих возможностей, для организации комплексного интегрирования в синаптической нервной системе существует функциональная градация ее рефлекторных дуг и центров.

Таким образом, вместе с сопряженными рефлексами механизм общего пути с помощью плюрицептивной суммации обеспечивает объединение не только отдельных однородных раздражений (например, тактильных или световых, получаемых от действия определенных агентов), но обеспечивает также единство раздражений даже совершенно различной рецептивной природы. Геррик показал, что у *Ameiurus nebulosus* (рыба-кот) реакция на раздражение усиков мясом является реакцией на двоякое раздражение — химическое и механическое. Он считает, что обе эти реакции взаимно усиливают друг друга. Нагель сообщает о подобном же результате раздражения щупальцев актиниевых *Aiptasis saxicola*. Фон Икскуль находит, что ядовитые элементы *Echinus acutus* реагируют только тогда, когда химическое и механическое раздражения действуют совместно.

Некоторые количественно отличительные особенности объекта, который действует как раздражитель, оказываются объединенными и усиливают друг друга, когда вызывают соответствующую реакцию. Благодаря такой суммации становится возможным усиление рефлекса в том понимании, какое вкладывал в это понятие Хербарт. Пробным камнем для определения значимости центра в этой нейрологической иерархии является степень, в какой пути от отдельных очагов различной рецепторной модальности сливаются в этом центре. Показательным в этом отношении является то физиологическое значение центра, которое не характеризуется локальной деятельностью, но обуславливает общую реактивность, например целого ряда сегментов или всего тела.

Три уровня Джексона представляют собой выразительную иллюстрацию такой градуальной значимости нервных центров.

ИНТЕГРАТИВНОЕ ДЕЙСТВИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ОДНОГО СЕГМЕНТА И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ СЕГМЕНТОВ

У сколько-нибудь сложно организованных организмов широко распространено деление на сегменты, метамеры. С помощью отдельных сокращений, или перегородок, или регулярно повторяющихся дополнительных структур выделяются отдельные области тела, часть которых выполняет те же функции, что и другие области тела, но, взятые порознь, они составляют функциональные единицы. Последнее таково, что в некоторых случаях метамеру обеспечивается независимость от всего организма и возможность вести самостоятельное существование. Нервная система — это система, которая в широкой степени обеспечивает функциональную солидарность сложного комплекса отдельных жизней и органов, составляющих метамер. Интегративная функция нервной системы заключается здесь в объединении метамеров в единый живой организм. Это обеспечивается синаптической нервной системой. Хотя нервная система в виде диффузной сети сохранилась даже у высших позвоночных, но ее деятельность ограничена несегментарной мускулатурой, т. е. мышцами внутренних органов и сосудов. В области скелетной мускулатуры, где господствует сегментарный принцип распределения, нервная система синаптическая. Не удивительно поэтому, что у животных с метамерным строением тела нервная система, в особенности синаптическая ее часть, обнаруживает отчетливое метамерное строение.

Различные схемы такого строения широко известны. Там, где имеется лучевая симметрия тела и каждый сегмент характеризуется одинаковым отношением к общей оси и к другим сегментам, возможность преобладающей роли какого-либо сегмента над остальными невелика. Условия существования каждого сегмента в среднем практически одни и те же. Так, например, ротовое отверстие располагается на равном расстоянии от всех сегментов. Эволюция в направлении более высокой дифференциации всего метамерного организма и более интимной связи отдельных частей в одно целое не находит благоприятной почвы у этих радиальных форм по сравнению с возможностями среди обширных групп членистоногих и позвоночных, у которых метамеры располагаются последовательно вдоль единственной оси тела. Вследствие такого последовательного расположения сегментов одного за другим тело животного впервые получает возможность для подлинной и высокой дифференциации. Определенные сегменты по необходимости оказываются лежащими ближе к ротовому отверстию, чем другие; более того, некоторые сег-

менты оказываются в положении ведущих, что проявляется прежде всего в процессе передвижения животного.

В интегральной деятельности нервной системы сегментарное расположение ее элементов наблюдается достаточно часто. Оно проявляется двумя путями. Во-первых, отдельные и различные элементы сегмента соединяются посредством нервных тяжей. Во-вторых, если в сегментах, следующих друг за другом, осуществляют какие-либо специализированные функции, так что на протяжении ряда сегментов какая-то часть органов образует более или менее однородную в функциональном отношении систему, эти органы объединяются посредством промежуточных нервных дуг.

Однако частные системы органов, общих всем или многим метамерам, являют примеры специальной функциональной дифференцировки в пределах отдельных метамеров. Таким образом, организм оказывается построенным из отдельных сходных сегментов, но отличающихся, однако, друг от друга чертами специализации, свойственной определенным сегментам. Отсюда следует, что сегментарное расположение метамеров является предметом не только анатомического, но и физиологического описания.

Имея дело со специальными вопросами интеграции, осуществляемой нервной системой, и в особенности с вопросами о функциях синаптической нервной системы, следует учитывать два сопряженных фактора — фактор сегментарный и фактор расположения вдоль оси тела органов с аналогичной функцией, но размещающихся в разных сегментах. В двух больших группах животных, уже упоминавшихся нами, второй фактор действует, так сказать, в продольном направлении, в то время как каждый отдельный сегмент простирается в поперечном направлении. Таким образом, формальный анализ приводит нас примерно к тому же, к чему приводит рассмотрение плоскостной фигуры с помощью прямоугольных координат.

РЕЦЕПТИВНЫЕ ПОЛЯ

Центральная нервная система, хотя и может быть подразделена на отдельные механизмы, представляет собой единое гармоничное и сложное целое. Для того чтобы изучать деятельность этой системы, мы обращаемся к рецепторным органам, ибо в этом случае можно проследить, как начинаются реакции в центрах. Эти рецепторные органы естественно распределяются в трех главных полях, из которых каждое отличается своими, присущими только ему особенностями.

Многоклеточные животные, если их рассматривать в самом общем плане, представляют собой клеточные массы, обращенные к окружающей среде клеточными поверхностями, под которыми расположены массивы клеток, более или менее изолированных

от внешнего мира. Многие из агентов, посредством которых внешний мир воздействует на организм, не достигают клеток, расположенных внутри организма. В толщу наружного слоя погружено множество рецепторных клеток, сформировавшихся в процессе приспособления к раздражениям, исходящим из внешней среды. Подлежащие ткани, лишенные этих рецепторов, имеют, однако, воспринимающие органы с рецепторами других видов, вероятно специфичных именно для этих тканей. Некоторые агенты воздействуют не только на поверхность организма, но оказывают влияние на всю массу его клеток. Для некоторых из этих агентов в организме, по-видимому, нет соответствующих рецепторов. Так дело обстоит, например, с рентгеновыми лучами. Для других, с которыми организм встречается более часто, имеются и приспособленные для их восприятия рецепторы. Наиболее важным из таких глубинных адекватных агентов представляется раздражитель, воздействующий в виде веса и инерции и вызывающий явления механического давления и механического растяжения.

Более того, организм, как и окружающая его среда, является ареной бесконечных изменений, в процессе которых непрерывно высвобождается энергия, следствием чего являются химические, термические, механические и электрические эффекты. Это — микрокосм, в котором силы пребывают в состоянии непрерывной активности, так же как и в макром мире, в котором организм существует. В глубине организма заложены рецепторные органы, адаптированные к изменениям, происходящим в окружающем мире; это прежде всего — рецепторы мышц и вспомогательного аппарата (сухожилия, суставы, стенки кровеносных сосудов и пр.).

Поэтому следует считать, что существует два основных подразделения рецепторных органов, из коих каждое представляет собой поле, в определенных отношениях фундаментально отличающееся от другого. Поле глубокой рецепции мы назвали *п р и о ц е п т и в н ы м* полем, поскольку соответствующие ему раздражители, строго говоря, вызывают изменения в самом микрокосме, и это обстоятельство существенно влияет на деятельность рецепторов в организме.

ОБИЛИЕ РЕЦЕПТОРОВ В ЭКСТЕРОЦЕПТИВНОМ ПОЛЕ; СРАВНИТЕЛЬНАЯ СКУДОСТЬ РЕЦЕПТОРОВ ИНТЕРОЦЕПТИВНОГО ПОЛЯ

Поверхностное рецептивное поле также может быть подразделено на два вида полей. Одно из них полностью открыто для действия бесчисленных изменений и факторов внешнего мира. Иначе говоря, оно совпадает с так называемой *н а р у ж н о й*

поверхностью организма. Поле этого типа может быть названо экстероцептивным полем.

Однако у животных имеется еще так называемая внутренняя поверхность, обычно связанная с алиментарной функцией. Эта поверхность, хотя и соприкасается с окружающей средой, но не столь широко открыта для ее воздействия. Частично она скрыта внутри самого организма. В целях удержания пищи, переваривания и всасывания обычное устройство организма таково, что часть свободной поверхности оказывается глубоко впятой внутрь тела. В этом впячивании часть окружающей среды оказывается более или менее замкнутой и ограниченной самим организмом. В этом изолированном участке организм с помощью соответствующих реакций собирает часть окружающей его материи, после чего в результате химической обработки и всасывания из них извлекается питательный материал. Эта поверхность организма может быть названа и нтероцептивной. В ней помещаются некоторые виды рецепторов (например, органы вкуса), для которых адекватными раздражениями являются раздражения химические. Выстилая эту пищеварительную камеру, эту кухню, интероцептивная поверхность приспособлена для воздействия химических агентов в значительно большей степени, чем где-либо.

В настоящее время сравнительно мало известно о рецепторных органах этой поверхности, хотя мы вправе ожидать найти среди них примеры весьма тонкого приспособления. Однако поверхность тела в этой области, хотя и содержащая ряд рецепторов, специфических для ее функции, бедна рецепторами по сравнению с остальной (экстероцептивной) поверхностью, лежащей открыто и полностью доступной воздействиям со стороны внешней среды. Аfferентных нервных волокон симпатической нервной системы, если судить по их числу, сравнительно немного. Это убедительно показано в последних наблюдениях Уэррингтона [298]. Бедность аfferентными путями интероцептивного поля в целом подтверждается тем фактом, что в пределах симпатической (автономной, по Ленгли) системы мы не знаем чисто аfferентных нервных стволов, хотя таковые хорошо известны в нервной системе, обслуживающей экстероцептивные дуги. Именно в пределах этой системы нам не известны чисто аfferентные нервные стволы, тогда как таковые существуют в симпатической системе, например шейный симпатический ствол.

По богатству рецепторными органами экстероцептивное поле значительно превосходит интероцептивное. Такое соотношение представляется неизбежным, так как именно экстероцептивная поверхность, обращенная к внешнему миру, воспринимает и воспринимала на протяжении тысячелетий весь поток разнообразных воздействий, непрерывно падавших на нее извне. (Одного перечисления различных видов рецепторных органов, облада-

руживаемых
чтобы пок
поля. Оно
ные для во
света, зву
Рецепторы
исключите
вестны дл

Поучит
для рецеп
ния. Каж
к тем стор
жителей в
жит сомн
реакции у
тельном чи
животных.
восприяти
вотных. Д
может бы
ствознания
отношения
дражения,
ноцицепти
свободные
и з б и р а
смысле, чт
ческими
механичес
и т. д.).
с видом
стоянии о
рованных
которых
распредел
рецепторс
Физио
к этим ре
логически
среди дру
ними. Та
ные окон
природы)
характер
ров, во-
направле
щего нач

руживаемых в пределах этой поверхности, достаточно, для того чтобы показать, насколько велико значение этого обширного поля. Оно содержит специфические рецепторы, приспособленные для восприятия механического раздражения, холода, тепла, света, звука и раздражений, вызывающих повреждение (поха). Рецепторы почти всех перечисленных видов распределяются исключительно в пределах экстероцептивного поля; они не известны для интероцептивного или проприоцептивного полей.

Поучительной задачей является попытка классифицировать для рецепторов экстероцептивного поля адекватные раздражения. Каждое животное обладает опытом лишь по отношению к тем сторонам окружающего мира, которые в качестве раздражителей возбуждают рецепторы, имеющиеся у него. Не подлежит сомнению, что определенные раздражения, вызывающие реакции у животных, не вызывают их у человека и что в значительном числе случаев реакции человека отличаются от реакций животных. Отсюда — для человека только частично возможно восприятие мира в тех значениях, в каких оно имеет место у животных. Для человека классификация адекватных раздражений может быть осуществлена на основе различных областей естествознания, главным образом физики и химии. Однако в некоторых отношениях физико-химическая схема, классифицирующая раздражения, не имеет физиологического содержания. Так, например, ноцицептивные органы кожи, возможно представляющие собой свободные рецепторные нервные окончания, не обладают избирательной чувствительностью в том смысле, что они могут быть возбуждены физическими или химическими раздражителями различного вида (лучистая энергия, механическое раздражение, кислота, щелочь, электрический ток и т. д.). Так что, классифицируя эти рецепторы в соответствии с видом раздражающей энергии, мы, с одной стороны, не в состоянии отделить каждый данный рецептор от более специализированных групп (тангорецепторы, хеморецепторы и т. д.), от которых биологически они резко отличаются, а, с другой стороны, распределяем эту в физиологическом отношении единую группу рецепторов по целому ряду весьма различных классов.

Физиологическая классификация поступает по отношению к этим рецепторам более правильно. Могут быть применены физиологические критерии, которые сразу же выделяют эти рецепторы среди других, не стирая при этом существенного различия между ними. Так, физиологически раздражитель, возбуждающий нервные окончания этого рода (будь он физической или химической природы), должен по отношению к коже отличаться вредоносным характером. Далее, рефлекс, который начинается с этих рецепторов, во-первых, является преобладающим; во-вторых, направлен на удаление повреждаемого участка от повреждающего начала или на защиту его; в-третьих, носит императив-

ный характер и, в-четвертых, если учитывать психические проявления и судить по аналогии на основании самонаблюдения, сопровождается ощущением боли.

Эта схема, которую мы можем назвать физиологической схемой классификации, представляется нам в настоящий момент наиболее полезной. Она представляется полезной и при изучении группы раздражителей, которые можно назвать дистантными раздражителями, к которым мы сейчас и должны обратиться. Ключ к физиологической классификации лежит в реакции, которая всякий раз вызывается. Однако и физико-химическая основа классификации имеет смысл, в особенности тогда, когда мы имеем дело с разнообразными рецепторами экстероцептивного поля, которые снабжены высокодифференцированными вспомогательными образованиями, делающими их избирательно чувствительными, как например наиболее тонко приспособленные и важные фоторецепторы. Они принадлежат к экстероцептивному полю.

ПЕРВНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ СЕГМЕНТА

Все здание центральной нервной системы зиждется на двух нейронах — афферентной и эфферентной клетках корешков спинного мозга. Эти клетки суть краевольные камни первой рефлексной дуги. На месте соединения этих двух клеток настились и объединились с ними функционально, косвенно или непосредственно, все остальные нервные дуги, включая сюда и дуги коры большого мозга. Отдельные рецепторные пути и общий эффлекторный путь у хордовых объединились в едином первом стволе каждого сегмента.

Однако рядом с центральным нервным органом в сегментарных нервах многих позвоночных имеет место отделение частных рецепторных путей от общих эффлекторных путей. В результате формируются дорсальный спинальный нерв, проводящий импульсы в центрипетальном направлении, и нерв вентральный, проводящий импульсы центрифугально. Среди афферентных корешковых клеток (афферентный спинальный корешок позвоночных) в каждом сегменте имеется часть клеток, связанная с экстероцептивным (кожным), и часть, связанная с проприоцептивным (глубоким) полями. Во многих сегментах содержится еще и третья составная часть — интероцептивная, несущая импульсы от внутренних органов. Эта висцеральная составляющая спинального ганглия имеется не во всех сегментах и, возможно, даже в тех сегментах, в которых она имеется, с количественной стороны является наименее выраженной. Общий афферентный нерв краевольных, каудальных и некоторых других сегментов является экстероцептивным и проприоцептивным, но не интероцептивным. В остальных сегментах он интероцептивный, экстероцептивный и проприоцептивный; соответственно и функция сегментарного

нервного аппарата этих последних сегментов в своей основе тройкая.

Эфферентный сегментарный нерв, наоборот, исходит от центрального конца афферентного нерва и из центрального нервного органа в направлении различных эффекторных органов на поверхности и в глубине сегмента. При этом функция не ограничивается строго наследственными границами сегмента. Среди эфферентных волокон в составе вентрального корешка имеется определенное число волокон, которые протягиваются далеко за пределы границ сегмента соответствующего спинального корешка. Эти волокна направляются к внутренним органам и мышцам кожи. Они не сразу вступают в эфферентные органы, например в мышцу кишечной стенки, пиломоторную мышцу и т. д., но входят раньше в ганглии симпатической нервной системы. В этих ганглиях, хотя и не содержащих серого вещества, имеющегося в спинном и головном мозге, тем не менее обнаружены окончания аксонов, перикарии и дендриты. Благодаря распределению между клетками и размещенный более чем в одном узле, единый составляющий эфферентный путь в вентральном корешке получает доступ к весьма большому количеству эфферентных органов. Поэтому эти узлы представляются механизмом, функция которого — **распределение нервных импульсов**.

Мы видели, каким образом подобная топография распределения приводила к понижению порога эфферентной реакции. Однако нет доказательств того, что, хотя и приспособленные к распределению нервных импульсов, эти ганглии могут участвовать в **регуляции** последних в том смысле, в каком это делает спинной мозг и синапсы с их изменяющимся сопротивлением и связями. Наиболее значительными среди интегрирующих связей, присущих каждому сегменту, являются проводящие пути от экстероцептивного поля к «общим конечным путям», направляющимся к скелетным мышцам. Так, у млекопитающих мы видели (лекция 5), как общее правило, что «для каждого афферентного корешка в непосредственной близости к месту его вступления в спинной мозг (т. е. в пределах собственного сегмента) существует рефлекторный двигательный путь с таким же низким порогом и с такой же высокой реактивностью, как в любом другом месте».

Экстероцептивные дуги в большинстве сегментов оказываются связанными с висцеральной мускулатурой менее тесно, чем с мускулатурой скелетной. С другой стороны, интероцептивные дуги оказываются в большей части сегментов связанными со скелетной мускулатурой менее тесно, чем с мускулатурой внутренних органов. Выражаясь физиологически, между дугами имеется сопротивление проведению.

Однако как экстероцептивное, так и интероцептивное поля без труда оказывают влияние на мускулатуру сосудистых органов при помощи своих нервных дуг. Так же обстоит дело и с ре-

цепторами проприоцептивного поля. Эти рецепторы весьма тесно связаны со скелетной мускулатурой, обеспечивая тоническое ее состояние. В некоторых сегментах эти типичные отношения изменены в том или ином направлении. Так, в сегментах, в которых интероцептивные и экстероцептивные поля соприкасаются, как например в областях рта и клоаки, имеет место более тесный контакт между интероцептивными дугами и скелетной мускулатурой, с одной стороны, и между экстероцептивными дугами и висцеральной мускулатурой, с другой. При этом раздражения, воздействующие на глоточные рецепторы, возбуждают или тормозят активность скелетных мышц, обеспечивающих дыхание и глотание; раздражения слизистой оболочки клоаки вызывают движения каудальных скелетных мышц и т. д.

Но не только специфическое различие между рецепторами экстероцептивного и рецепторами интероцептивного полей обуславливает более близкую связь первых со скелетными мышцами. Рецепторы одного и того же вида, если они располагаются в пределах экстероцептивного поля, приводят в действие скелетную мускулатуру, а если они находятся в пределах интероцептивного поля, активируют мускулатуру внутренних органов. Так, хеморецепторы наружной поверхности головы (вкусные усики у рыб) вызывают рефлекторный поворот тела, приближающий рот рыбы к кусочку пищи, в то время как хеморецепторы, находящиеся внутри ротовой полости, вызывают рефлекторное глотательное движение без какого бы то ни было дополнительного движения (Херрик).

Рецепторы одной и той же специфической системы там, где они лежат близко один к другому, взаимно усиливают реакцию. Напротив, там, где тесно прилегают друг к другу представители двух различных систем, например тангорецептор и болевой рецептор, лежащие на одном и том же участке кожи, они, как об этом говорилось выше, часто вступают в конфликтные отношения между собой. Здесь должен быть особо отмечен один тип отношений между рецепторными дугами одного и того же вида. Рецепторы, симметрично расположенные с обеих сторон сегмента, особенно удаленные от срединной плоскости, вызывают реакции, конфликтующие друг с другом. Так, при раздражении болевых рецепторов на правой стороне хвоста спинальной собаки, кошки или ящерицы хвост двигается влево, симметричный рецептор слева вызывает движение хвоста вправо. Таким образом, обе реакции конфликтуют друг с другом. То же положение существует для многих рецепторов с двусторонним симметричным расположением, дающим начало противоположным реакциям.

Однако существует еще одна группа особых реакций, берущих начало с рецепторов, расположенных вблизи или на самой срединной линии. Раздражение этой небольшой группы рецепторов срединной линии во многих случаях вызывает билатеральное дви

жение, которое является симметричным, например прикосновение к участку губы децеребрированной лягушки, лежащему в области средней линии, вызывает одновременное продвижение обеих передних лапок в направлении к раздражаемому месту. Может быть, это объясняется взаимным перекрыванием афферентных волокон спинальных корешков в области средней линии.

ОСОБО ТОНКОЕ УСТРОЙСТВО РЕЦЕПТОРОВ ВЕДУЩИХ СЕГМЕНТОВ

В то время как рецепторы, которые возбуждаются под действием различных адекватных раздражителей, например механических, болевых, тепловых, химических и т. д., распределены на протяжении целого ряда сегментов, они развиты особенно значительно в одной из областей продольных сегментарных рядов.

У животных, состоящих из сегментов, следующих друг за другом вдоль единственной оси тела, например у позвоночных, в момент осуществления локомоции последняя осуществляется по линии, продолжающей длинную ось тела, а не в каком-либо ином направлении. Органы движения животного и их мускулатура наилучшим образом приспособлены для локомоции в этом привычном направлении. Таким образом, в процессе передвижения животного некоторые сегменты оказываются в е д у щ и м и.

Рецепторы этих ведущих сегментов в двигательной активности животного приобретают господствующее положение. Они развиваются больше других. Так, у дождевого червя, у которого все части наружной поверхности тела восприимчивы к действию света, направляющее влияние света наиболее выражено на переднем конце тела. Ведущие сегменты подвергаются внешним влияниям больше, чем остальные части тела. Они не только получают больше раздражений, встречают больше объектов для преследования или объектов, преследования которых необходимо избежать, но обычно именно они первые распознают факторы, благоприятные или вредные для данного индивида. Преимущества животного растут, если рецепторы ведущих сегментов реагируют с большей чувствительностью и дифференцированно на воздействие окружающей среды. И именно в этих ведущих сегментах происходит значительное развитие рецепторов, в особенности относящихся к экстероцептивному полю. Некоторые из этих рецепторов специализированы до такой степени, что их генетическая связь с рецепторами, размещенными в других сегментах, почти стирается.

Так, в системе рецепторов, для которых адекватным раздражителем является излучение, в одном из ведущих сегментов развилась определенная группа р е т и н а л ь н ы х рецепторов, специально и исключительно восприимчивых к излучению определенной длины волн. Это — ф о т о р е ц е п т о р ы, для которых свет и только свет, а например не тепло, является адекватным раз-

дражителем. Точно также определенная группа рецепторов, принадлежащих к системе рецепторов, воспринимающих механическое колебание, обладает соответствующей чувствительностью и по отношению к колебательным движениям водной массы или воздуха, которые лежат в основе физического явления звука. Таким образом, сетчатка представляет собой группу тепловых пятен, улитка — группу тактильных пятен. Далее, группа рецепторов, принадлежащих к системе, адаптированной к химическим раздражителям, в одном из ведущих сегментов достигает такой степени тонкости развития, что частицы, недоступные взвешиванию в химической лаборатории, отторгающиеся из веществ, носящих название пахучих, возбуждают эти рецепторы.

**СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ РЕЦЕПТОРЫ ВЕДУЩИХ СЕГМЕНТОВ —
ЭТО ДИСТАНТНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ. ПОСЛЕДУЮЩИЕ СЕГМЕНТЫ
ОБРАЗУЮТ ДВИГАТЕЛЬНУЮ ЦЕПОЧКУ,
АКТИВИРУЕМУЮ ГЛАВНЫМ ОБРАЗОМ
ДИСТАНТНЫМИ РЕЦЕПТОРАМИ**

Дистантные рецепторы мы находим в ведущих сегментах. Так можно назвать рецепторы, которые реагируют на предмет на расстоянии. Это те самые рецепторы, которые, действуя как органы чувств, дают начало ощущениям, приобретающим психическую окраску, обозначаемую как проецирование. Рецепторные органы, приспособленные к восприятию запахов, света и звука, хотя и раздражаются при непосредственном соприкосновении с этими агентами, как например со световыми колебаниями, колебаниями воды, воздуха или с пахучими частичками, вызывают при этом реакции, в которых проявляется их приспособительный характер, например изменение направления движения по отношению к окружающим предметам, причем источники этих изменений влияют и воздействуют в качестве раздражителей на воспринимающую поверхность организма на расстоянии. Мы знаем, что наши собственные ощущения, получившие начало в этих рецепторах, проецируют во внешний мир наше материальное «я». Это проецирование, без помощи какого-либо осознанного умственного процесса, как бы посылает наши ощущения в окружающий мир в точном соответствии с реальными направлениями и расстояниями их действительных источников.

Ни одно из ощущений, получивших начало в проприоцептивном или интероцептивном поле, не обладает этой способностью проецирования. И если рассматривать дистантные рецепторы только как образования, с которых начинаются рефлексорные движения, то возникающие в этих случаях реакции соответствуют раздражениям по направлению и расстоянию от их источников. Так, световое пятно, составляющее световой образ на сетчатке, вызывает рефлексорное движение, которое ведет к повороту глазного яблока по

направлению к источнику этого образа и устанавливает аккомодацию глаза в соответствие с расстоянием этого источника от животного. Достаточно даже негативного раздражения. Тень от руки, протянутой, для того чтобы схватить черепаху, вызывает, ослабляя освещение сетчатки, втягивание головы животного внутрь панциря.

Как выработалась такая реакция на расстоянии, сказать трудно. Окончательный эффект достигается различными путями, как различна и степень учитываемого расстояния. Благодаря длинным вибрисам отдельные тангорецепторы возбуждаются предметами, находящимися на расстоянии от основной поверхности организма. Избирательно понижая порог возбуждения, некоторые рецепторы, близкие к тактильным, приобретают чувствительность к колебательным движениям воды и воздуха и реагируют на физические звуки, источники которых находятся на расстоянии от животного. Некоторые хеморецепторы приобретают настолько низкий порог, что реагируют не только на пищу и другие вещества, соприкасаясь с большими их количествами, но улавливают также ничтожные следы различных веществ, следы, которые выделяются предметами и прежде, чем попадают на соответствующие рецепторы в качестве так называемых запахов, преодолевают большие расстояния. Таким образом, ведущие сегменты приобретают не только вкусовой контактный рецептор, но вкус на расстоянии, т. е. обоняние. В этих случаях, по-видимому, только вследствие понижения порога чувствительности рецепторы ведущих сегментов оказались в состоянии реагировать на воздействие предметов, находящихся от организма на расстоянии.

Дистантные рецепторы занимают, по-видимому, особо важное место в строении и развитии нервной системы. У высших животных форм одна из частей нервной системы, как настаивает Гаскелл, приобрела постоянное господствующее положение. Это та часть, которая получила название головного мозга. Головной мозг представляет собой часть нервной системы, которая возникла на основе и как следствие развития дистантных рецепторных органов.

Их эффекторные реакции и восприятия имеют, очевидно, и преобладающее значение в функционировании системы индивида. Это можно, хотя бы частично, объяснить следующим образом. Организм животного не является машиной, которая только трансформирует определенное количество энергии, сообщенное ему в потенциальной форме в начале его существования. Он должен восполнять свою потенциальную энергию посредством непрерывного усвоения соответствующих энергетических продуктов, находящихся во внешней среде, и превращать эти продукты в свое собственное тело. Более того, поскольку смерть прерывает жизненный путь отдельного индивидуума, должно поддерживаться

существование вида, а для этого у высших организмов выработалось своеобразное отделение части его тела (гаметы) от остальной массы организма, что ведет к появлению нового самостоятельного организма. Поэтому для удовлетворения первых жизненных запросов организма необходимо соприкосновение его с рядом предметов для удовлетворения потребности в пище или при различных формах полового размножения.

В течении процессов питания и воспроизведения недистантные рецепторы играют важную и существенную роль. Но способность одной из частей организма реагировать на предмет, еще находящийся на известном расстоянии от него, обеспечивает некоторый интервал времени, в течение которого имеется возможность предпринять ответные предварительные действия с целью осуществить успешную попытку прийти в контакт или избежать контакта с данным предметом. В качестве иллюстрации двух типов избирательно реагирующих хеморецепторов мы можем использовать вкусовые и обонятельные рецепторы. Как те, так и другие реагируют на растворенные химические вещества, достигающие этих рецепторов по поверхности слизистых оболочек рта и носа. Ни одно вещество, вызывающее ощущение запаха, не является полностью нейтральным и в качестве вкусового раздражителя, и если измерить пороговую величину для ольфакторного раздражения и для раздражения вкусового, пороговая величина ольфакторной чувствительности, определенная в весовых единицах растворенного вещества, окажется ниже, чем для вкусовой. Рецептор, воспринимающий ольфакторные раздражения, — дистантный рецептор. Поведение животных ясно показывает, что одна группа рецепторов контролирует направление реакции (проглатывание или выбрасывание вещества, уже найденного и принадлежащего животному, т. е. уже находящегося во рту у животного); другая группа рецепторов, дистантные рецепторы, запускает и контролирует сложные реакции животного, которые предшествуют глотанию, а именно всю ту последовательность реакций, которые охватываются понятием поисков пищи. Эти реакции предшествуют и подводят к реакциям, возникающим с недистантных рецепторов. Это отношение реакций с дистантных рецепторов к реакциям с недистантных рецепторов типично.

Дистантные рецепторы дают начало реакциям предваряющим, т. е. предупредительным. Если в качестве наиболее яркой особенности большого числа реакций с непроецирующих рецепторов, рассматриваемых как органы чувствительности, является их аффективная окраска, т. е. чувство боли или переживание удовольствия, то чувство намерения представляет собой наиболее определенную сторону реакций проецирующих дистантных рецепторов, понимаемых как исследующие органы. Как причина рефлекторных движений, функция этих последних характеризуется тенденцией к активации или контролю

над мускулатурой животного как целого — как единого механизма — с целью вызвать перемещение тела или остановить его путем придания определенной общей установки тела, позы, которая предполагает постоянство положения не только одной конечности или части ее, но требует установки от всех частей организма, обеспечивая этим позу всего тела как одного целого.

Возьмем, например, полет мотылька по направлению к свече, стремительный бросок щуки на добычу и напряженность лягушки, как бы застывшей перед тем, как схватить насекомое. Все эти реакции берут начало с дистантных рецепторов, хотя в одном случае мускулатура приводится в действие с целью обеспечить продвижение по направлению раздражителя (положительный фототропизм), в другом она затормаживается. Оказывается ли реакция движением по направлению к чему-то или по направлению от чего-то (положительного или отрицательного раздражителя) или выразится она в движении или в задержке движения, в данном случае значения не имеет. Здесь для нас важно лишь то, что обе реакции приводят в действие скелетную мускулатуру как единое целое и что это происходит раньше, чем наступит последующее событие. Подобные соотношения значительно более редкое явление в системе реакций с непроецирующих рецепторов.

Децеребрированная лягушка полностью изменяет направление своего движения, если на пути ее появляется видимое ею препятствие, но раздражение кожи вызывает движение только очень небольшой группы мышц, например веко совершает мигательные движения в ответ на раздражение роговицы, лапка сгибается при болевом раздражении пальцев. В случае, если часть тела сама не способна к движению, приводится в действие мускулатура дополнительной, отдаленная от этой части. Так, задняя конечность проводится вдоль боковой поверхности туловища, если на последнюю было нанесено раздражение; такое же движение выполняет передняя конечность, если раздражению подверглась морда животного. Однако во всех этих случаях движение, вызываемое раздражением, всегда только локальное и не вовлекает всего тела как целого. Достаточная интенсивность (следует включить и суммацию подпороговых раздражений) раздражителя, конечно, может вызвать двигательную активность всего организма, даже если этот раздражитель воздействовал и через непроецирующий рецептор. Легкое прикосновение к коже между лопатками децеребрированной лягушки вызывает опускание головы уже при первом прикосновении и опускание ее еще ниже при втором; при третьем прикосновении она, помимо опускания головы, слегка отводит переднюю половину туловища назад; при четвертом наступают те же движения, но с более энергичным отведением передней половины тела назад; при пятом передняя или задняя нога приводит безрезультатное потирающее движение; при шестом это

движение более энергично; после седьмого производится небольшой прыжок; после восьмого прыжок уже значителен, и т. д. Значительная интенсивность, или суммация, потребовалась для того, чтобы вызвать с кожных рецепторов рефлекторную деятельность скелетной мускулатуры как единого целого. Если проецирующие рецепторы и их рефлексы однажды сработали, то даже интенсивные раздражения не в состоянии с легкостью привести в движение или остановить движение животного как целого. Относительно трудно заставить спинальную лягушку прыгать или плавать. Координировать движения животного как единого целого удается с помощью множественных раздражений (плюрирецептивная суммация) или применяя локальные раздражения большей интенсивности. Так, спинальная лягушка будет плавать, если ее поместить в воду при 36° . Теплая вода является ноцицептивным раздражителем рецепторов погруженной поверхности тела лягушки.

РАСПРОСТРАНЕННЫЕ СВЯЗУЮЩИЕ ПУТИ ДИСТАНТНЫХ РЕЦЕПТОРОВ

В соответствии со способностью дистантных рецепторов обеспечивать движения или положения тела животного как единого целого мы видим, что и нервные дуги, берущие начало в этих рецепторах, особенно обширны и распространяются на далекие расстояния. Нервное волокно, которое начинается от рецептора, во многих из этих случаев не достигает само или в виде ответвлений общих конечных путей. Вместо этого оно нередко заканчивается далеко от них, образуя связи с другими нервными волокнами (вставочные или связующие пути), которые в свою очередь достигают отдаленных общих конечных путей. Такое устройство предполагает формирование промежуточного серого вещества между частным путем рецептора и общим конечным путем не только в области устья последнего, но также и там, где начинается вставочный путь. Это следует, по-видимому, понимать так, что сам вставочный путь является общим путем и, следовательно, представляет собой механизм аккомодации. Степень обобщения функций на этом этапе не достигает таковой, как на этапе общего конечного пути, не соответствуя, например, всей рецепторной поверхности тела, как, по-видимому, и обстоит дело в случае двигательного нерва, направляющегося к скелетной мышце. Однако вставочный путь является путем, в пределах которого уже осуществляется объединенное влияние вполне определенных групп рецепторов. У *Mustelus* нервные пути от рецепторов сетчатки и обонятельных рецепторов конвергируют по направлению к ядру покрышки в среднем мозге, откуда берет начало длинный мезенцефало-спинальный путь к спинальным ядрам.

Таким образом, деятельность объединяющей двигательной системы служит обонятельным рецепторам — к мышцам — является так нервной системы общим для рецепторов в одном из мером является ной извилине

ПР

Прежде всего можно подражание действию. Бл добное разд лишь отчаст рецепторы д акциям, т. завершающ рующих рец ниями завер флекторным глотания, к вующее и с завершающ Так же обст Серия деят рецепторов, лекс привод завершающ дающие на или же тан сящей его близости э денными в Все ступен приспособ по себе мам. П

Таким образом, результаты раздражений глаза и носовой полости объединяются и оказывают комбинированное действие на двигательную систему спинного мозга. Точно так же волокно Рейснера служит вставочным путем между путями, приходящими от обонятельных и зрительных рецепторов, с одной стороны, и общими двигательными спинальными путями от спинного мозга к мышцам — с другой [290]. Другим примером вставочного пути является так называемый пирамидный тракт, характерный для нервной системы позвоночных. Он является путем вставочным, общим для многих дуг, которые возникли непосредственно в рецепторах различного типа и характера и оказались объединенными в одном из полушарий большого мозга. Наконец, еще одним примером является нервный путь, идущий от таламуса к постцентральной извилине (Мютт, Чермак и др.).

ПРЕДВАРЯЮЩИЕ И ЗАВЕРШАЮЩИЕ РЕАКЦИИ

Прежде всего следует помнить, что все двигательные рефлекс можно подразделить на рефлекс, которые направлены на продолжение действия раздражителя, и рефлекс, прекращающие это действие. Ближайшее рассмотрение вопроса показывает, что подобное разделение соответствует истинному положению вещей лишь отчасти. Мы пытались доказать выше, что дистантные рецепторы дают начало предваряющим, или упреждающим, реакциям, т. е. реакциям, которые предшествуют конечным, или завершающим, реакциям. Рефлекс с определенных непроецирующих рецепторов состоят в весьма тесных отношениях с явлениями завершающими. Так, рецепторы губ и рта дают начало рефлексорным движениям, непосредственно предшествующим акту глотания, который для организма (рассматриваемого как чувствующее и способное к произвольным действиям начало) является завершающим актом по отношению к пищевому раздражению. Так же обстоит дело с вкусовыми рецепторами и их реакциями. Серия действий, берущих начало с этих непроецирующих рецепторов, непродолжительна: возникший в этих рецепторах рефлекс приводит тотчас же к другому рефлексу, который оказывается завершающим. Рецепторы клешни у *Astacus*, *Homarus* и т. п., дающие начало движениям, приближающим предмет ко рту, или же тангорецепторы руки обезьяны, срывающей плод и подносящей его к губам, являются примерами менее непосредственной близости этих движений к завершающим, по сравнению с приведенными выше.

Все эти реакции представляют собой ступени на пути к максимальному уровню приспособительной деятельности и сами по себе не являются конечными ее формами. Последовательности реакций, самые первые из которых

берут начало в дистантных рецепторах, представляют собой значительно более длинные цепи актов, чем берущие начало с непроецирующих рецепторов. Более того, составляющие их элементы продолжают направляться проецирующими органами в течение длительного периода времени между началом и завершением их. Так, например, в продолжение положительной фототропической реакции глаз продолжает оставаться местом, где берет начало возбуждение, а во многих случаях управляет изменениями направления движений не только глазного яблока, но и всего животного, пока действует соответствующий рефлекс. Одна только длина этих последовательных реакций и постоянное изменение соотношений между частями тела, приводимыми в движение и постоянно влияющими друг на друга на расстоянии, заставляют приписать этим предваряющим рефлексам многообразие и сложность, не идущие в сравнение с таковыми у рефлексов с непроецирующих рецепторов. Реакция, начавшаяся с дистантного рецептора, если она положительна, не только подводит к завершающим реакциям с непроецирующих рецепторов, но обеспечивает стимуляцию других проецирующих рецепторов; так, например, фототропическая реакция у селаксии активирует ее обонятельный орган, или реакция гончей, которая замечает зайца, после того как преследовала его только по запаху. В подобном случае зрительные и обонятельные рецепторные дуги выступают как сопряженные дуги (лекция 4) и усиливают одна другую в их влиянии на мезенцефало-спинальный путь, или на пирамидный или другой кортико-спинальный путь у высших животных. Нетрудно видеть, какие широкие возможности для приспособительных реакций представляет такое устройство, состоящее из целой цепи последовательных актов, каждый из которых изменяет влияние акта, ему предшествующего.

ВЫРАЖЕННАЯ АФФЕКТИВНАЯ ОКРАСКА — НЕПРЕМЕРНАЯ ОСОБЕННОСТЬ ЗАВЕРШАЮЩИХ РЕАКЦИЙ

Мы можем теперь кратко рассмотреть психическую сторону изложенных явлений. Аффективная окраска в большей степени присуща завершающим реакциям, чем реакциям предваряющим, в особенности если последние возникают с отдаленных проецирующих органов чувств. Так, аффективный компонент вкусового ощущения значителен. Реакция, начавшаяся с болевого рецептора, должна рассматриваться как завершающая. Нанесение раздражения на боковую поверхность тела лягушки вызывает движение конечности, направленное на немедленное удаление раздражителя с кожи бедра. Раздражитель же, нанесенный на кожу лапки, вызывает движение самой этой лапки прочь от раздражителя. В обоих случаях реакция является завершающей. Если судить по аналогии с нашими собственными ощущениями, аффективная окраска реакций подобного рода достаточно выражена. Эти при-

меры показывают, что завершающим реакциям свойственна аффективная окраска.

Аффективный компонент реакций с проецирующих факторов менее выражен: ощущения физического удовольствия или боли едва ли могут сопровождать эти реакции. Это, конечно, не значит, что они полностью лишены аффективной окраски. Некоторая толчивость, с которой животное, если оно голодно, приближается к пище, оказавшейся в поле его зрения, говорит о том, что его ощущения связаны со зрительной реакцией благодаря аффективной памяти животного. Благодаря ассоциативной функции памяти известный оттенок аффективной окраски завершающей реакции может примешаться к реакции упреждающей. Последняя становится, таким образом, или болевой или приятной реакцией. Нейтральные тактильные реакции с лапки черепахи, сдвигающей к пище, могут приобрести аффективную окраску, свойственную ведущему рефлексу, например зрительному, который в свою очередь связан с завершающим рефлексом мощным аффективным компонентом. Примеры реакций этого типа у новорожденных животных приводит Морган [165], когда пишет, что «цыпленок спустя несколько дней после рождения не трогает божью коровку, но энергично клюет червячка»; это является примером того, что реакции с его проецирующих рецепторов приобрели новое значение и что это новое значение обусловлено аффективным компонентом. Как эти реакции приобрели эту окраску или какова именно природа последних, нас не интересует. Здесь нам достаточно лишь сказать, что по отношению к некоторым раздражителям это новое значение, которое приобретено проецирующим восприятием, значительно усилило интенсивность элементов влечения в реакции на действие данного раздражителя. Оно придало раздражителю большую силу воздействия и сыграло роль пружины в форме предварительных реакций, направленных на выполнение завершающей реакции. Это осуществилось не с помощью подмены внешнего раздражителя или рецепторного органа, но с помощью изменений внутренних связей рецепторной дуги. Благодаря ли ассоциативной памяти или другим процессам, реакции с дистантных рецепторов у вышних животных раскрывают в конечном итоге врожденную движущую силу влечения, ради которой и существуют эти психические явления.

Последовательности реакций, начинающиеся с непроецирующих рецепторов, хотя они и коротки, не лишены полностью элемента видимой произвольности или влечения.

В них проявляется приспособительный характер последовательных этапов на пути к окончательному результату. Поедание пищи, половое удовлетворение, принятие той или иной позы, защита от повреждений тела (как и в случае более длинных цепей реакций, начинающихся с проецирующих рецепторов) являются конечными результатами. Более вероятно, что реакции с проеци-

рующих рецепторов требуют более свободного поля для обеспечения более тонкого приспособления с более широким использованием ассоциативной памяти, представляющей больше возможностей для игры ума, столь нелегкого для понимания.

Мы можем предположить, что в осуществлении действий, направленных на окончательный завершающий акт, в процессе отбора открывается возможность элемента памяти (хотя и rudimentary) и элементам предварения (хотя и незначительным) развиться в психическую способность к «развертыванию» настоящего назад, в прошлое, и вперед, в будущее, которая у высших животных является неперенным признаком более высокого умственного развития. По-видимому, ничто не может лучше обеспечить правильную смену действий в течение данного интервала времени, чем память и предвидение, как ничто не может лучше обеспечить отбор индивидов, осуществляющих правильную последовательность действий, чем успех, который завершает и венчает эту последовательность, поскольку завершающими актами, ведущими к такому успеху — такими, например, как схватывание добычи, спасение от врага, половое обладание и т. д., — являются акты, обеспечивающие самое существование индивидуальности и вида.

Именно длинные цепные реакции с дистантных рецепторов дают широкий простор для отбора среди животных организмов наиболее приспособленных для выживания в отношении элементов разумности. Дистантные рецепторы поэтому вносят наибольший вклад в процесс совершенствования головного мозга. Выше мы назвали глотание завершающей реакцией. Как мы знаем по собственному опыту, в нормальных условиях пищевой комок, будучи проглочен и попав в желудок, выходит из-под контроля сознания. Однако, несмотря на это, он продолжает возбуждать рецепторы и их нервные дуги. Существенно, что предмет вступил в такие соотношения с поверхностью организма, что способность к осознанию и произвольному движению более не нужна. Простое наблюдение, что когда мы наелись и напились, мы насытились, подтверждается практически. Никакие усилия форсировать дальнейшее усвоение пищи нам не в состоянии помочь. Сознание совершило все, что было в состоянии совершить, и по отношению к принятой пище далее его участие полностью бесполезно. Существенно, что все непосредственное психическое сопровождение реакций резко обрывается на том же этапе. Непосредственно предшествовавшие проглатыванию реакции, которые в психической сфере слились с сильно выраженным аффективным компонентом, не только внезапно переходят в реакции аффективно нейтральные, но в нормальных условиях вообще утрачивают психический компонент. Параллельное существование определенных нервных реакций и их психических компонентов подкрепляет неустойчивое стремление индивида к деятельности, являющееся залогом существования вида.

Доминиру
нии нервной
большой час
дуть о ценн
ceteris parib
терием. То,
раздражител
рая уклады
например, ко
большой вел
сфера воспр
посредствен
через кожу
допускает эт
ствий из ви
расстояний,
щих на кож
тором объем
ного рецепт
возникает з
рецепторны
больше нов
с относитель

Сравните
световоспри
рецепторов
в составе с
мый зрите
в какой-то
количествен
или частны
кон (1 000
ствительны
взятых (634
кожными а
последних
чительное
ния, являе
цепторной
как отраж
на это ре

Способ
два явлени
одного не

СФЕРА РЕЦЕПЦИИ

Доминирующее положение дистантных рецепторов в организации нервной функции может быть отчасти объяснено относительно большей частотой их использования. Хотя было бы неверно судить о ценности органа только по степени его загрузки, однако *ceteris paribus* эта частота представлена все же достаточным критерием. То, насколько часто рецептор встречается соответствующий раздражитель, пропорционально той части внешнего мира, которая укладывается в сферу восприятия этого рецептора. Хотя у рыбы, например, кожа представляет собой рецепторное поле значительно большей величины, чем сетчатка с ее фоторецепторами, суженная сфера восприятия кожи (адекватный раздражитель требует непосредственной близости к нему) делает доступной для восприятия через кожу значительно меньшую часть окружающего мира, чем допускает это сетчатка глаза. В последнем случае объем воздействий из внешнего мира, поступающих в глаз даже с небольших расстояний, значительно превосходит объем воздействий, падающих на кожу, кроме того, он ежесекундно приумножается фактором объемности окружающей среды. Поэтому в системе зрительного рецептора (при прочих равных условиях) в единицу времени возникает значительно больше возбуждений, в результате чего рецепторный орган дистантного типа воспринимает значительно больше новых стимулов в единицу времени, чем рецепторный орган с относительно большей воспринимающей поверхностью.

Сравнительно большее богатство нервными образованиями световоспринимающей системы по сравнению с системой тактильных рецепторов подтверждает эту точку зрения. Так, например, в составе световоспринимающей системы человека так называемый зрительный нерв (второе нервное звено, а следовательно, в какой-то степени и общий путь, на уровне которого происходит количественное уменьшение элементов по сравнению с первым или частным путем в самой сетчатке) содержит проводящих волокон (1 000 000, Краузе) больше, чем их содержится во всех чувствительных спинальных корешках одной стороны тела, вместе взятых (634 000, Ингберт [264, 265]). Из них только часть является кожными афферентными нервами и в свою очередь лишь часть последних представляет собой тактильные рецепторные волокна. Значительное число каналов в составе ретинального пути, без сомнения, является показателем пространственной дифференциации рецепторной поверхности, а сама эта дифференциация показательна как отражение значительного числа раздражений, приходящихся на это рецептивное поле.

ЛОКОМОЦИЯ И ОБЪЕМ РЕЦЕПЦИИ

Способность к передвижению тела и дистантная рецепция — два явления, настолько связанные друг с другом, что физиология одного не может быть изучена без физиологии другого. На этом

пути большую услугу оказывают онтогенез и филогенез. Развитие световоспринимающих органов у крылатых насекомых соответствует хорошо выраженной способности этих форм преодолевать пространство. Когда представитель *Brachiopoda* переходит от бродячего существования к сидячему образу жизни, его глаза дегенерируют и исчезают. Свободно плавающая асцидия с органами движения, напоминающими плавники с полужесткой осевой нотохордой, несет на переднем конце тела хорошо выраженный светочувствительный рецептор (глаз) и также отчетливо сформированный отоцист (головной проприоцептор). Связанный с этими образованиями посредством нервов, передний конец истинной центральной нервной системы позвоночного представляет собой относительно большой «мозг». От него в каудальном направлении располагается спинной мозг. В какой-то момент свободное плавание сменилось сидячим образом жизни; липкими отростками, отходящими от головы, животное навсегда прикрепляется к какому-либо неподвижному предмету. Тотчас же происходит соответствующая перестройка. Наступают дегенеративные изменения в мускулатуре, обеспечивавшей свободное передвижение животного, в его глазу, в отоцисте, в головном и спинном мозге. Словно по мановению волшебной палочки, все эти органы исчезают: остается лишь частица головного мозга в виде небольшого ганглия около ротового отверстия. У сидячей формы животного остаются только несколько вкусовых (? насколько можно судить по их микроскопическому строению) рецепторов вокруг рта и несколько тангорецепторов (? болевых) в сегментуме, несомненно связанных с непостоянным диффузным субсегментальным слоем гладких мышц.

Экспериментальные наблюдения в данном случае остаются только желательными, но мы вправе предположить, что приведенное наблюдение является примером метаморфоза, в процессе которого объем рецепции асцидии редуцируется от восприятия объемных форм и явлений, среди которых организм, плавая свободно, передвигался во всех направлениях, до простого плоскостного восприятия окружающей среды «глубинной» не более 1 мм, осуществляющегося поверхностью собственного тела, в особенности околоротовой области.

Подобный пример иллюстрирует глубокую связь деятельности скелетной мускулатуры и функции дистантных рецепторов. Зная мы больше о чувственной стороне подобных случаев, сравнение было бы еще более убедительным.

ГОЛОВА КАК ФИЗIOЛОГИЧЕСКОЕ ПОНЯТИЕ

Говоря об объектах, оказывающих действие на организм через его рецепторы, нужно указать, что протяженность окружающего пространства, чему соответствует объем рецепции животного, неодинакова во всех направлениях по отношению к самому орга-

низму. Эта протяженность более значительна в направлении ведущего полюса. Таким образом, реакции, начинающиеся с глаз, предшествуют реакциям (ср. цепной рефлекс Леба), которые в свое время осуществляются через другие рецепторные органы. Зрительные рецепторы обычно располагаются вблизи ведущего полюса и, будучи расположены именно таким образом, устремлены в пространство в направлении передвижения животного. Так же обстоит дело с обонятельными рецепторами.

Движущаяся масса тела позади, в форме вытянутой последовательности движущихся частей остального тела, с этой точки зрения, является моторным придатком, который находится в распоряжении дистантных рецепторных органов, расположенных впереди. Сегменты, находящиеся на ведущем полюсе тела животного, вооруженные развитыми дистантными чувствительными органами, и являются тем, что носит название головы.

ПРОПРИОЦЕПТИВНАЯ СИСТЕМА И ГОЛОВА

Теперь мы можем попытаться спросить себя, находит ли это господствующее положение ведущих сегментов, которое можно определить по рецепторам экстероцептивного поля, свое отражение в области рецепции, названной нами проприоцептивной? Выше мы отмечали, что рецептивное поле, являющееся глубоким отделом каждого сегмента, отличается от поверхностно расположенного поля двумя особенностями. Одна из них состоит в том, что многочисленные факторы, воздействующие на поверхность тела в качестве раздражителей, не достигают глубокого рецептивного поля. Основным агентом, действующим в области этого поля, — масса со всеми механическими ее проявлениями, как вес, инерция и др., приводящими к давлению, растяжению и т. п., а рецепторы этого глубокого поля приспособлены к восприятию этих проявлений в качестве раздражителей. Другая особенность стимуляции этого поля состоит, по нашему мнению, в том, что раздражения с этого поля поступают в значительно большем объеме, чем с поверхностного рецептивного поля, являясь следствиями движений самого организма, и в особенности перемещений отдельных его частей. Так как раздражения, вызывающие двигательные реакции, воспринимаются преимущественно открытой поверхностью тела, проприоцептивные реакции в значительной степени являются вторичными.

Таким образом, непосредственное раздражение для рефлексов, начинающегося с глубокого рецептора, в некоторой степени является результатом деятельности той или иной части организма, выступающей в роли раздражителя.

У самых разнообразных животных, в том числе и у позвоночных, в одном из ведущих сегментов расположен рецепторный орган (лабиринт), по своему происхождению относящийся к эксте-

роцептивному полю, но в дальнейшем отделившийся от него. Влияние с этого органа объединилось с влияниями рецепторов проприоцептивного поля остальных сегментов. Этот рецепторный орган подобно рецепторам проприоцептивного поля приспособлен для восприятия механических раздражений. Он состоит из двух отделов, каждому из которых присущ свой собственный порог восприятия и тонкая избирательная чувствительность. Один отдел, отолитовый орган, приспособлен для улавливания изменений давления, оказываемого на его нервные окончания небольшой массой, удельный вес которой больше, чем вес остальной жидкости, заполняющей орган. Другой отдел, полукружные каналы, реагирует на ничтожные смещения содержащейся в нем жидкости. Оба эти отдела составляют лабиринт. Степень давления отолитов на соответствующую воспринимающую поверхность изменяется с изменением *п о л о ж е н и я* сегментов, в которых расположен лабиринт, относительно горизонтальной плоскости. Движения сегмента также раздражают лабиринтные рецепторы вследствие инерции заполняющей лабиринт жидкости и влияний отолитов. С лабиринта возникают рефлекс, ориентирующие сегмент (а с последним обычно неподвижно соединена голова) относительно горизонтальной плоскости. Также рефлекторно ориентируются лабиринтами и другие части тела.

Таким образом, проведение импульсов от специализированных светочувствительных пятен на голове (сетчатка) зависит от более или менее постоянной установки самих этих пятен по отношению к линии горизонта. Этим световоспринимающим пятнам обеспечена подвижность; благодаря мышцам они способны удерживать свое отношение к горизонту, хотя сама голова таковое нарушает.

Контроль над этими мышцами в большей степени обеспечивается лабиринтом. Именно из лабиринта берет начало компенсаторный рефлекс глазных яблок. Так, в головных сегментах лабиринт оказывает влияние на рефлекторные движения, подобные тем, которые проприоцептивные нервы разгибателей колена вызывают в ноге, например движения, восстанавливающие обычное положение конечности.

Из сказанного становится очевидной еще одна особенность, общая лабиринтным рецепторам и проприоцепторам конечности. Раздражение лабиринта в преобладающем числе случаев осуществляется в результате прямого воздействия внешних агентов как реакция всего организма. Положение и движение головы — непосредственные раздражители лабиринта, независимо от того, являются ли они элементами общего движения или установки тела или самостоятельными движениями. Подобные движения — чаще всего активные движения части тела или всего животного. Так, когда асцидия переходит к сидячему образу жизни и локомоторная мускулатура ее атрофируется, исчезает и отолит, обычно можно установить, что активное движение животного в свою оче-

редь является реакцией на внешнее раздражение на поверхности его тела. Таким образом, лабиринтные рецепторы, подобно проприоцепторам других сегментов, раздражаются самим животным, хотя самое это раздражение является вторичным по отношению к раздражению животного путем воздействия на один из экстероцепторов.

Имеется и еще одно сходство между лабиринтными рефлексам и рефлексам с проприоцепторов конечностей и других сегментов. Проприоцепторы конечностей способны вызывать целый ряд тонических рефлексов. Так, у дцеребрированной собаки тоническая экстензорная ригидность конечности поддерживается рефлекторно с афферентных пейронов, заложенных в самой конечности. Точно так же если коленный рефлекс считать проявлением спинального тонуса разгибателей у спинального животного, то приходится отнести его за счет влияния афферентных волокон, приходящих из самой разгибательной мышцы, поскольку коленный рефлекс исчезает, если эти волокна перерезаются. Далее, время развития трупного окоченения в мышце уменьшается, если тонус ее до наступления смерти был высок. Пересечение афферентных корешков конечности до наступления смерти отдалает развитие трупного окоченения [304] конечности, если судить по ригидности колена, хотя этого не наблюдается, если перерезаются только кожные нервы.

Лабиринтные рецепторы, по-видимому, также являются источником некоторых продолжительных, т. е. тонических, рефлексов. Разрушение лабиринта также замедляет развитие трупного окоченения в мышцах, связь тонуса которых с лабиринтом может быть установлена. Эвальд показал, что каждый лабиринт обеспечивает тоническое напряжение прежде всего мышц шеи и туловища, а также экстензорных и отводящих мышц конечностей одноименной стороны.

Относительно этих тонических рефлексов нелегко сказать, каким образом постоянное механическое раздражение в состоянии поддерживать рефлекс на постоянном уровне в течение длительного времени. Если в качестве направляющего фактора мы воспользуемся ощущением, постоянное небольшое механическое давление скоро перестает ощущаться, становясь ниже порогового. Известно, что спинальная лягушка может быть даже раздавлена вследствие механического давления без того, чтобы при этом возникло рефлекторное движение, если только давление осуществляется с большой постепенностью. Задача рецептора при расположении его на пути потока энергии могла бы быть представлена как его реакция при переходе энергии через него из внешней среды и обратно.

Существует много примеров, когда живое вещество уравнивает себя с окружающей средой в условиях постоянства или медленного изменения ее свойств, в каждом случае обретая как бы нулевое, исходное, нормальное состояние. Медленные колебания

барометрического давления, воздействующего на кожу, не вызывают никаких кожных ощущений, хотя сами по себе значительно превышают порог тактильного восприятия. Тело непрерывно испускает через кожу поток тепловой энергии, значительно превосходящий по интенсивности порог температурной чувствительности, однако в обычных условиях этот поток никак не ощущается.

Давно установлено, что превращение энергии происходит с известной скоростью, что делает его незаметным для организма. Рецепторный аппарат не активируется, если отсутствует определенное изменение скорости перехода энергии из одной формы в другую, и это изменение должно в ряде случаев произойти с достаточно значительной скоростью, в противном случае в состоянии уравновешенности организма и среды не наступит ощутимого сдвига относительно данного нулевого уровня. Накапливаются все новые и новые примеры подобных же взаимоотношений при изучении рефлексов и явлений при искусственном возбуждении нерва или мышцы.

Если раздражающий агент слаб, он должен наноситься внезапно. В случае же тонических рефлексов, источником которых являются проприоцепторы и лабиринт, слабое раздражение, на первый взгляд, не изменяющееся, по-видимому, продолжает оставаться эффективным.

Проприоцепторы, как и лабиринтные рецепторы, по-видимому, вызывают и поддерживают тонические рефлексы скелетных мышц. И, по крайней мере, в некоторых случаях они усиливают это тонизирующее действие друг друга. Так, тонус разгибательной мышцы колена кошки и собаки имеет, вероятно, источник в проприоцепторах самой этой мышцы и в рецепторах одноименного лабиринта.

Природа тонуса скелетных мышц еще не ясна. Возникновение, распределение в мускулатуре, целесообразность его еще изучаются. Постоянство и малая интенсивность тонического сокращения делают исследование его нелегким делом. Известная однородность экспериментальных сведений может быть объяснена предположением, что рефлекторный тонус, если он имеет место, постоянен и присущ всем мышцам. Единственная мышца, исследованная по поводу рефлекторного тонуса, была использована, чтобы представлять все мышцы во всех условиях, хотя ответ при этом был получен то положительный, то отрицательный.

Мне представляется вероятным, что рефлекторный тонус является выражением нервного разряда, принимающего участие в обеспечении положения тела. Во многих случаях окончательным результатом рефлекторных реакций являются мышечные движения. В этих случаях раздражители и реакции являются непродолжительными. Однако многие рефлекторные реакции, выполняемые скелетной мускулатурой, являются постуральными реакци-

ями. Костные и
положениях по
к другу. Когда л
это ее положени
вызвало бы одне
действия не пр
мускулатуры не
тиводествуя си
нятом состоянии
постей в состоя

Иннервация
как при поддер
выполнения дви
вация противоде
течению воды.
мышцы-антагон
движениях. Не
жет иметь место
вится легко по
именуемое т
ных условиях м
живаться в дру
проводятся р

То, что рефл
ряда, который
согласуется с п
проприоцепторы
торы, функцио
ощущениям пол
с данными об у
держании тону
и большой моз

Естественно
лексами двига
четко и опреде
тельное время,
нибудь значите
тело приводитс
данного полож
рующего харак
обеспечиваться
на поддержани
которые ведут
В течение всех
рецепторы голо
одну функцио
Эта система

ями. Костные и другие рычаги тела удерживаются в определенных положениях по отношению к горизонту, к вертикали и друг к другу. Когда лягушка сидит в обычном положении в своем пруду, это ее положение значительно отличается от положения, которое вызвало бы одно земное притяжение, а мускулатура ее тела своего действия не проявляла бы. Очевидно, большая часть скелетной мускулатуры непрерывно находится в активном состоянии, противодействуя силе тяжести в процессе поддержания головы в поднятом состоянии, туловища в полуприподнятом и задних конечностей в состоянии максимального сгибания.

Иннервация и координация в одинаковой степени необходимы как при поддержании определенного положения тела, так и для выполнения движения. Эта постоянная координированная иннервация противодействует силе тяжести и другим силам, например течению воды. В этих тонических, как и в других рефlekсах, мышцы-антагонисты совместно участвуют в координированных движениях. Не трудно показать, что реципрокная иннервация может иметь место в обоих классах рефlekсов. Если это так, становится легко понятным и то, что слабое рефlekторное сокращение, именуемое *тонусом скелетных мышц*, в известных условиях может обнаруживаться в одних мышцах и не обнаруживаться в других. Слабое рефlekторное сокращение будет сопровождаться рефlekторным торможением антагонистов.

То, что рефlekторный тонус является следствием нервного раздражения, который поддерживает данное положение тела, хорошо согласуется с предположением, что источником тонуса являются проприоцепторы, включая сюда и лабиринт. Именно эти рецепторы, функционируя как чувствительные органы, дают начало ощущениям положения тела, позы (Бонье). Это согласуется также с данными об участии, которое принимают в возникновении и поддержании тонуса скелетных мышц мозжечок (атония Люциани) и большой мозг.

Естественно, различие между рефlekсами положения и рефlekсами двигательными не во всех случаях выражается вполне четко и определено. Между позой, которая длится непродолжительное время, и медленным движением различие едва ли сколько-нибудь значительно. Более того, в каждое отдельное положение тела приводится соответствующим движением и каждый выход из данного положения также сопровождается движением компенсирующего характера. Поэтому таксис данного положения должен обеспечиваться не только статическими реакциями, направленными на поддержание сокращения, но также нервными импульсами, которые ведут к движениям, усиливающим и компенсирующим. В течение всех этих актов все проприоцепторы тела и лабиринтные рецепторы головы, по-видимому, действуют совместно, образуя одну функциональную рецепторную систему.

Эта система как целое может быть обозначена одним термином

«проприоцептивная». В отношении этой системы нас будет интересоваться, является ли та часть системы, которая расположена в ведущих сегментах, а именно ее лабиринтная часть, преобладающей во всей системе, каковыми являются экстероцепторы, заложенные в ведущих сегментах экстероцептивной системы. Говоря о последних, следует напомнить, что даже в сегментах, которые не являются ведущими, рецепторы, рассматриваемые как органы чувств, вызывают ощущения проецирующего характера, а также, что у животных, обладающих выступающими над поверхностью тела придатками, производными кожи, как например волосы, тактильные рефлексы в некоторой степени являются реакциями на отдаленные предметы. Этот прообраз дистантной реакции проецирующего ощущения экстероцептивного характера обычных сегментов тела в ведущих сегментах развился в выраженные дистантные реакции глаза и абсолютно проецирующую способность зрения.

Однако проприоцепторы конечности и сегментов тела не обнаруживают никаких признаков ни дистантной реакции, ни проецирующего характера ощущения. И специализированный проприоцептивный орган ведущего сегмента (лабиринт) также не является дистантным рецептором, хотя некоторые из лабиринтных ощущений, по-видимому, проецируются на окружающее и отражаются в представлении организма в виде ощущения своего материального «я». Поэтому любое влияние, которое такой проприоцептор ведущего сегмента может оказать внутри проприоцептивной системы, не объясняется качеством реакции на расстоянии. Хотя и исключительно важное для организма в целом, это влияние основано на иных факторах по сравнению с теми, которые лежат в основе деятельности дистантных рецепторов — обонятельных, зрительных и слуховых.

Положение тела животного как целого — общая поза — является в той же степени комплексом, состоящим из положения отдельных частей его тела — сегментарные позы (Бонье), — в какой общее движение животного — его локомоция — составлена из сегментарных движений. Лягушка, у которой интактным остался только задний отдел спинного мозга, способна удерживать определенное положение своих задних конечностей. Они удерживаются согнутыми в бедренном суставе, в колене и в голеностопном суставе. Выведенная из этого положения конечность снова принимает его. Однако если животное перевернуть на спину, оно не делает попыток возвратиться в прежнее положение. Децеребрированная лягушка с интактными лабиринтами и их нервными дугами, связь которых со скелетной мускулатурой сохранена, хорошо удерживает описанное выше положение тела. Будучи перевернута на спину, она тотчас восстанавливает свое исходное положение. Лабиринт «удерживает» окружающий мир в обычном для организма положении путем поддержания в определенном положении самого организма. Краниальные рецепторы контроли-

ругают положение в с е г о т е л а подобно тому, как это делают рецепторы мышцы задней части тела, определяя с е г м е н т а р н о положение задних конечностей в случае, когда у животного задний отдел спинного мозга — единственное, что осталось от этого нервного органа.

Таким образом, лабиринтные проприоцепторы в большой степени являются уравнивателями головы, а так как ретинальные пятна прикреплены на голове подвижно (внутри подвижных глазных яблок) и так как координаты сетчатки совпадают с координатами головы, эти уравниватели головы оказываются тесно связанными путем нервных дуг с мускулатурой, фиксирующей глазные яблоки в определенном положении. Положение головы у многих животных зависит не от мускулатуры самих головных сегментов, а от мускулатуры длинного ряда сегментов, расположенных позади головы.

У многих форм в моторные органы, постоянно поддерживающие или пассивно изменяющие положение головы по отношению к окружающему (при определяющем влиянии направления силы тяжести), входят мышцы нескольких посткраниальных сегментов. Таким образом, лабиринтный рецептор находится в связи со всеми сегментами тела, а эти последние могут рассматриваться в известной мере как дополняющие сегмент, в котором заложен лабиринт. Разрушение лабиринта у рыбы, лягушки, голубя и собаки вызывает нарушения нормального положения не только глазных яблок и головы, но и конечностей и всего тела как целого. Нокаут-рующий удар, когда через нижнюю челюсть сотрясение передается отоцистам, в одно мгновение превращает могучего атлета в бессильный кусок мяса, вес которого остается единственным фактором, определяющим положение его тела, если только ни на что не реагирующая масса может вообще его сохранять.

Лабиринтные рецепторы и их дуги обеспечивают определенные положения тела в окружающем пространстве. Мышечные рецепторы обеспечивают каждому сегменту, например задней конечности, также определенное положение в большей мере по отношению к другим сегментам тела животного, чем по отношению к окружающей обстановке. Как говорилось выше, наши ощущения к собственным лабиринтам направлены в известной мере к окружающей среде, т. е. содержат проецирующий элемент; наши мышечные ощущения имеют отношение только к собственному телу, принимая, например, участие в оценке степени сгибания или разгибания наших конечностей. Нервные дуги, связанные с проприоцепторами ведущих сегментов, контролируют незначительные объединения скелетных мышц в целом, тогда как дуги проприоцепторов остальных сегментов влияют на деятельность только ограниченных мышечных групп. В соответствии с этим проприоцепторы ведущих сегментов включают в себя длинные вставочные

пути, как например бульбо-спинальный путь от ядра Дейтер-ко всем уровням спинного мозга.

Как мы установили, реакции с проприоцепторов конечности обычно сами определяются реакциями с ее экстероцепторов. Подобные же отношения имеют место также и между реакциями с проприоцепторов ведущих сегментов (лабиринт) и реакциями с экстероцепторов этих сегментов. Эти экстероцепторы, как мы видели, являются дистантными рецепторами, в реакции с последними носят предваряющий характер. Вследствие вторичной связи с дистантными рецепторами реакции с лабиринта в свою очередь приобретают предваряющий характер. Однако они сохраняют свои собственные черты, обеспечивающие сохранение равновесия и тонуса. Локомоторные акты, вызванные с глаза и направленные на приближение животного к добыче, приводят к совместному функционированию лабиринта и сетчатки. И тонический лабиринтный рефлекс, обеспечивающий определенную установку тела, может в такой же степени выступать в качестве настоящей предваряющей реакции, как любое движение.

Неподвижное положение лягушки, повернувшейся к мухе, сидящей на стенке аквариума, является результатом координированной нервной импульсации, обеспечивающей готовность животного схватить добычу. Характер этой позы в полном смысле слова предваряющий, как и характер любого движения. В данном случае мы можем только говорить о животном, находящемся в «покое», тогда как в действительности это скорее напряженное ожидание охотника, бдительно следящего за жертвой, чем состояние истинного покоя, которое наступает во сне или в других случаях, когда активная иннервация не осуществляется и рефлексорные действия полностью отсутствуют.

НЕРВНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ СЕГМЕНТОВ

Благодаря продольной интеграции короткие последовательности сопряженных сегментов в определенном отношении объединяются и именно в этом отношении превращаются практически в единый орган. Уместно говорить о таких рефлексорных реакциях, ограниченных от начала и до конца единой объединенной последовательностью сегментов, как о коротких рефлексах, обеспечивающих локальные реакции. Так, части позвоночных, носящие название конечностей, плюрисегментарны, однако отдельные сегменты, составляющие конечность, образуют по отношению к последней функциональную группу в такой степени единую, что их реакции в виде движения конечности в каждый данный момент полностью однотипны.

С другой стороны, рефлекс, сфера проявлений которых не укладывается в только что описанную, можно называть длин-

ными рефлексам. II интеграция последовательностей именно длинных рефлексов, или целого объединения таких последовательностей, или, наконец, одного сегмента с другим, нешим приобретением в процессе развития нервной системы. Как Герберт Спенсер, а именно, что интеграция развивается параллельно с дифференциацией.

В последовательностях сегментов нервное объединение их в общем виде повторяет тип нервной связи, который имеет место в пределах каждого сегмента, взятого вне связи с остальными. Вообще говоря, в каждом сегменте имеется, с одной стороны, участок экстероцептивного поля, участок проприоцептивного поля и участок интероцептивного поля, хотя в значительном количестве сегментов последний отсутствует. С другой стороны, в состав каждого сегмента входят отдельные части скелета, сосуды, а также части внутренних органов. В каждом сегменте имеются мускулатура и железы на его наружной и внутренней поверхностях. Отдельные сегменты имеют также секреторные органы, выделяющие секрет в полости тела. Каждый из этих сегментов снабжен нервной системой, представляющей некоторую функциональную однородность. Между этими плюрисегментарными нервными системами, так же как между моносегментарными нервными элементами, внутри отдельного сегмента существует и организованное взаимодействие. Так, нервные дуги, оканчивающиеся в скелетной мускулатуре, начинаются главным образом в экстероцептивном поле — там, где выполняются пассивные движения, и в проприоцептивном поле — там, где обеспечиваются тонические положения, и т. д. Если рецепторы экстероцептивного поля рассматривать с точки зрения природы агента, являющегося для них адекватным раздражителем, то почти в каждом сегменте могут быть обнаружены представители каждого вида чувствительности.

Таким образом, функциональные свойства экстероцептивного поля приводят к образованию не одного, но нескольких мульти-сегментарных органов или систем органов. В каждом сегменте имеются рецепторы, предназначенные для восприятия механических, химических и других лучистых раздражений. Там имеется, таким образом, система тактильных рецепторов, терморецептивная, которой принимает участие каждый сегмент, терморецептивная система, поцицептивная система. Точно так же мускулоцептивная система и, возможно, рецепторы интероцептивной поверхности составляют однородную систему, для которой адекватными раздражителями являются химические агенты. Эти системы рецептивных дуг характеризуются более или менее выраженной общностью деятельности внутри каждой системы, которая и определяет степень ее физиологического единства.

ОГРАНИЧЕНИЕ СЕГМЕНТАРНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КАК ФАКТОР ИНТЕГРАЦИИ

Толчок к нервной интеграции, данный пространственным ограничением специфических особенностей данного органа пределами одного сегмента, оказывался особенно эффективным в случае, когда этот орган имел для организма важное значение. Именно так дело обстоит с эффекторными органами, обслуживающими жизненно важные процессы, как например половые органы и рот. Эти органы территориально ограничены и обеспечивают существенные для организма реакции. Рот определяет дифференциацию органов, располагающихся вокруг него. Многие положения и движения тела животного являются для последнего полезными или бесполезными главным образом потому, что они или обеспечивают или не обеспечивают выгодную позицию ротового отверстия по отношению к предметам окружающего мира.

Многие из длинных последовательностей двигательных и других реакций, берущих начало с дистантных рецепторов, являются своеобразными дополняющими звеньями на пути осуществления nutritивной реакции, требующей определенного положения и позиции ротового отверстия. То, что у животного имеется только один рот, локализованный в ограниченных пределах определенных сегментов, мобилизует одновременно координированную деятельность множества других сегментов. Интеграция плюри-сегментарной активности в этом случае, как и во многих других, осуществляется главным образом синаптической нервной системой.

То обстоятельство, что рот обычно располагается вблизи ведущих сегментов переднего полюса тела, представляет собой еще один фактор в процессе дифференциации сегментов на этом полюсе, в отличие от ряда сегментов, расположенных за ним. Таким образом, во многих случаях животное оказывается состоящим из двух частей, отчетливо отличающихся одна от другой по характеру, но дополняющих друг друга в качестве головы и тела одного и того же организма.

Следует отметить, что увеличение объема рецепции благодаря дистантным рецепторам в каждом случае ограничивается особым участком, весьма незначительным по размерам. При наличии синаптической нервной системы ни одно образование определенного функционального характера не требует с большей необходимостью интеграции индивидуума из составляющих его сегментов, чем специализированная рецепция, сокращенная до пределов одного участка или сегмента. Двигательный аппарат множества сегментов должен при этом обслуживать один сегмент, поскольку именно этот последний снабжен специализированным рецептором, какого не имеют никакие другие сегменты. Для интегрированной координации этого рода синаптическая система представляет единственный инструмент организации и осуществления. Только

с формированием общих путей появляется возможность использовать преимущества специализированного рецепторного пути (частного пути), реагирующего на узлокальные явления.

Помимо этого, тесное расположение группы специализированных рецепторов способствует одновременному раздражению всей группы. Раздражение даже небольшого участка в этих условиях возбуждает значительное число рецепторных точек. Так, плоскостные зрительные образы различаются фоторецепторами тем более совершенно, чем ближе друг к другу расположены отдельные рецепторы. В этом случае имеется возможность получить более подробные сведения для последующей дифференцированной реакции.

Далее, соседство групп специально приспособленных рецепторов в определенных сегментах (ведущих или головных) способствует одновременному раздражению их несколькими агентами, присущими одному и тому же объекту внешнего мира. Такие два качества, как яркость и запах, свойственные предмету добычи, в дальнейшем, действуя совместно, более определенно возбуждают реакцию в дистантной реагирующей системе или приводят к более интенсивной реакции по сравнению с той, которую вызвал бы каждый из этих раздражителей в отдельности. И движения самого реагента оказываются теперь в большей степени способными интенсифицировать одновременно реакции обоих видов рецепторов. Сосуществование различных рецепторов в пределах одной области благоприятствует тому, что психологи, описывая ощущения, называют усложнением, — процессу, который в рефлекторном акте находит себе аналог в слиянии рефлексов, возникших с рецепторов различных видов, т. е. в сопряженной реакции.

Это объединение реакций, которое мы видели, находит выражение в виде взаимного усиления на этапе общего конечного пути. Синтезируется такого рода реакция, которая обуславливается внешним объектом не только как раздражителем, обладающим каким-либо одним качеством, но наделенным целым рядом качеств. Складывается рефлекторная реакция, психологическим аналогом которой является чувство восприятия.

МОЗЖЕЧОК — ГОЛОВНОЙ ГАНГЛИИ ПРОПРИОЦЕПТИВНОЙ СИСТЕМЫ

Если принцип, положенный в основу классификации рецепторов, есть принцип физиологический, а основной критерий при этом — тип реакции, которая начинается с данного рецептора, то отдельная рецептивная система может быть прослежена на протяжении всей последовательности сегментов, составляющих организм. Мы видели, что такие отдельные рецептивные системы могут расщепляться как функциональные единицы, помещающиеся на протяжении последовательностей сегментов. В каждой такой

системе существует отчетливая тенденция центральных ее механизмов (т. е. компонентов центрального нервного органа, определяющего основную роль данной системы) сгруппироваться главным образом там, куда поступает наиболее значительная часть рецептивных путей, где и образуется как бы фокус данной рецептивной системы. Таким образом, воспринимающие нейроны, которые оказывают влияние на дыхательные движения, вступают в центральный нервный орган в различных сегментах, однако главный дыхательный центр находится в продолговатом мозге, где рецептивные нейроны от легкого образуют центральные связи, среди которых вагусные рецепторы играют основную регулирующую роль. Мы видели также, что проприоцептивный орган (лабиринт) головных сегментов является основным в регуляции функций, которые обслуживаются проприоцептивной системой. Центральный нервный механизм, относящийся к проприоцептивной системе, надстраивается над центральными связями проприоцептивного органа (лабиринт), принадлежащего голове. Сюда конвергируют вставочные пути, направляющиеся к этому механизму от центральных окончаний различных проприоцептивных нейронов, заложенных во всех сегментах тела. Там афферентные пути от рецепторов суставов, мышц, связок, сухожилий, внутренних органов и т. д. комбинируются с афферентными путями от мышечных органов головы и с афферентами самих лабиринтных рецепторов. В результате образуется центральный нервный орган весьма сложного устройства. Размеры его в зависимости от вида животного строго соответствуют объему и сложности движений, свойственных данному виду, другими словами — объему и сложности деятельности скелетной мускулатуры. Этим центральным органом является мозжечок.

Картина повреждения или разрушения всего мозжечка или его части во многих отношениях напоминает таковую при повреждении самого лабиринта. Как и в последнем случае, нарушения нормальной деятельности мозжечка приводят к значительным нарушениям мышечного тонуса. Этот орган структурно и функционально тесно связан с так называемой моторной областью полушарий головного мозга, так же как более простые проприоцептивные дуги и рефлексы тесно связаны с механизмами экстероцептивных реакций. До сих пор еще нет достаточных, определенных сведений относительно функции мозжечка. Многие авторы приписывали ему значение центра поддержания механического равновесия тела. Другие рассматривают его как орган координации произвольных движений. Спенсер считал, что мозжечок представляет собой орган координации движений тела в пространстве, тогда как большие полушария координируют, по его мнению, движения тела во времени. Левандовский видит в мозжечке центральный орган «мышечного чувства». Люччани, всемирно признанный авторитет в области физиологии мозжечка, описывает его как

орган, который
активность в
значительных
Пучитель
согласуются
ным координа
флекторной с
может быть о
системе явля

ГОЛОВ

В дистант
животного ка
отдельные се
всю последо
дистантных
ные приспособ
именно эти
и длинные
ведущих к
более отчет
Если позвол
то следует
дистантных
ства ассоц
образное
Наконец,
дистантной
и самый г
зять, ган
указывал,
циям ляг
без обоня
был удал
головного
тора, а
Интег
рецепции
точно ох
является
Можно
положен
наприме
чувств,
Можно

орган, который оказывает длительное усиливающее влияние на активность всех остальных нервных центров в процессе бессознательных реакций.

Поучительно отметить, что все эти отдельные характеристики согласуются с предположением, что этот орган является верховным координирующим центром или, скорее, группой центров рефлекторной системы проприоцепции. Действительно, мозжечок может быть определен как головной ганглий, который в данной системе является главным ганглием.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ — ГАНГЛИЙ ДИСТАНТНОЙ РЕЦЕПЦИИ

В дистантных рецепторах берут начало длинные цепи реакций животного как целого. Другие рецептивные реакции интегрируют отдельные сегменты, реакции дистантных рецепторов интегрируют всю последовательность сегментов. Именно в сфере реакций этих дистантных рецепторов вырабатываются наиболее тонкие и сложные приспособительные реакции и органы животного. В системе именно этих рецепторов используются не только короткие, но и длинные дуги, богатые вставочными путями. Цепи реакций, ведущих к окончательной реакции, обнаруживаются в их системе более отчетливо, нежели в системах других рецепторов и их дуг. Если позволительно обратиться к явлениям психического порядка, то следует сказать, что в сфере деятельности нервных дуг именно дистантных рецепторов формируются наиболее совершенные свойства ассоциативной памяти и, если можно позволить себе это образное выражение, наиболее совершенные формы сознания. Наконец, в соответствии с последним соображением, на основе дистантной рецепции и в связи с ее рефлексам и дугами возник и самый головной мозг. Последний представляет собой, так сказать, ганглий дистантных рецепторов. Лангендорф [74, 74a] указывал, что ослепленная лягушка напоминает по своим реакциям лягушку с удаленным головным мозгом: при плазмобрахии без обонятельных долей лягушка ведет себя так, как если бы у нее был удален передний мозг. Эдингс считает, что появление коры головного мозга обусловлено деятельностью дистантного рецептора, а именно обонятельного органа.

Интеграция животного в единое целое, связанная с дистантной рецепцией ведущих сегментов, может быть коротко и довольно точно охарактеризована тем, что двигательная система животного является лишь частью, обслуживающей этот ведущий отдел. Можно представить себе форму элементарного животного и расположение чувствительных органов его в весьма простом виде, например сфероид с пищеварительной полостью и органами чувств, распределяющимися по наружной поверхности тела. Можно думать, что такая гипотетическая форма в процессе эво-

люции изменялась. У организма, способного к движению, его сократительные механизмы стали бы механически более совершенными (принцип рычага) при условии удлинения их в определенных направлениях. Вытягивание в длину тела позвоночного, а также боковых придатков его тела, т. е. конечностей, является условием, которое можно было предвидеть *a priori*. В эволюции животных, способных к движению, выявляется совершенствование принципа рычага, используемого в сократительном аппарате, и вытягивание отдельных частей тела в определенных направлениях неизменно сопутствует этому процессу. У животных, сегменты тела которых расположены вдоль одной оси, большая часть тела превращается в сложный моторный орган, способный осуществлять движения в различных направлениях, но всегда как единое образование. Поле, где располагаются дистантные рецепторы (зрительные, ольфакторные, слуховые), является ведущим полем в условиях обычных передвижений животного. Поэтому животное движется в направлении той части окружающего пространства, которое оказалось уже исследованным дистантными рецепторами его собственных ведущих сегментов.

У многих животных голова является самой крупной частью тела. И она тем крупнее, чем выше стоит животное в филогенетическом ряду. У него имеется рот, оно захватывает пищу, включая сюда воду и воздух, оно наделено воспримающими органами, обеспечивающими организм возможностью быстро и точно приспосабливаться к изменяющимся условиям пространства и времени. У животного имеется туловище, т. е. удлиненный моторный орган, включающий в себя и пищеварительную поверхность, а также кожу, функции которого — локомоция и питание. Туловище должно по необходимости находиться под командой больших рецепторных органов головы.

Координация деятельности отделов туловища с определяющими влияниями головы представляет основную функцию синаптической нервной системы. Проводящие дуги должны связывать головные рецепторы и сократительные аппараты. Спинной мозг позвоночных содержит такие проводящие пути и, с этой точки зрения, является простым придатком мозга. Отличительной особенностью этих проводящих дуг является то, что нервные волокна от головных рецепторов не направляются (что на первый взгляд могло бы показаться естественным) прямо от их головного сегмента назад, чтобы достичь общих эффекторных путей, куда они впадают. Вместо этого эти волокна, начинаясь в рецепторах головы, оканчиваются в сером веществе центральной нервной оси, неподалеку от своего собственного сегмента. Оттуда проводящая нервная дуга идет в обратном направлении в виде еще одного пучка волокон, который и достигает (может быть, непосредственно) устья общего конечного пути в сером веществе сегментов спинного мозга.

Именно
в. л. т. ч. д. н. а.
висцеральный
дугах, в дугах
поддерживающих
соединяющих
по крайней мере
гасимым чистым
аппарат в с
в процессе
широким ди
ных рецепто
с рецепторо
подствующ
к системе э
рование с р
торов — яв
чающееся.

Дистант
рами реак
ступающее
отношении
показатели
лушарий
цепторных
великолеп
практичес
лишь соб
среды, то
непосредс
в этом сл
нию с ж
у первых
органами
ного. Это
хождении
все боль
Пока
на нерв
и менее
Главное
скелетн
дистант
чем у
торы в
этих ж
Это зна

Именно такая последовательность элементов наблюдается в легочно-диафрагмальной и других дыхательных дугах, в висцеральных дугах, ольфакторно-диафрагмальных дыхательных дугах, в дугах, лежащих между ушным лабиринтом и мышцами, поддерживающими положение тела, в ретинально-моторных дугах, соединяющих сетчатку с мышцами шеи. В этих случаях имеется по крайней мере на один синапс больше по сравнению с предполагаемым числом их. И каждый синапс представляет собой аппарат в системе координации, он вводит общий путь. Именно в процессе упражнения дистантных рецепторов, с присущим им широким диапазоном восприятия, перекрывающим таковой остальных рецепторов, рефлекс, относящийся к объектам, возникшим с рецепторов различной модальности, становятся рефлексом господствующими. Ответвления центральных нейронов, относящиеся к системе этих рецепторов, настолько обширны, что их ассоциирование с реакциями и центральными механизмами других рецепторов — явление широко распространенное и особенно часто встречающееся.

Дистантные рецепторы в огромной степени являются инициаторами реакций. Сокращение количества начинающих актов, наступающее после удаления большого мозга, представляется в этом отношении вполне объяснимым. Ухудшение, которое наступает — показатель повреждения, которое наносит удаление больших полушарий системе реакций, берущих свое начало в дистантно-рецепторных органах. После высокой перерезки спинного мозга великолепный двигательный механизм позвоночного как целое практически оказывается отрезанным от всего мира, исключая лишь собственное тело и незначительную оболочку окружающей среды, толщиной в несколько миллиметров, которая прилегает непосредственно к нему. Глубокое угнетение реакций, которое в этом случае так характерно для высших животных по сравнению с животными низкоорганизованными, говорит о том, что у первых больше, чем у вторых, дистантные рецепторы управляют органами движения и определяют моторную активность животного. Это более глубокое угнетение показывает, что по мере восхождения по филогенетической лестнице организм приобретает все большую реактивность по отношению к окружающей среде.

Показательно, что спинальный шок почти или вовсе не влияет на нервные реакции с инторецепторов (висцеральная система) и менее влияет на инторецептивные дуги обезьяны, чем у лягушки. Главное острие тока направлено, как мы видели выше, на реакции скелетной мускулатуры. Нельзя сказать, что у высших животных дистантный рецептор сам по себе достиг большего совершенства, чем у низших. У последних, например у рыб, дистантные рецепторы весьма совершенны, однако удаление их не инвалидизирует этих животных в той степени, в какой оно делает это у высших. Это значит, что у высших животных над дистантными рецепторами

образовалась относительно огромная нервная надстройка, обладающая бесчисленными по разносторонности связями с множеством других нервных дуг и беспредельными возможностями перераспределения, так сказать, сохраняемых возбуждений с помощью ассоциативной памяти.

Развитие и совершенствование этого внутреннего нервного механизма обусловлено органами дистантной рецепции и, насколько мы можем судить, ведет к совершенствованию самих этих периферических воспринимающих органов. Адаптация и совершенствование в большей мере стали достоянием нервных механизмов и лишь в меньшей степени — периферических рецепторов. И именно с этой точки зрения следует понимать тот факт, что параллельность оптических осей и взаимное перекрывание полей зрения глаз у позвоночных последовательно достигло своей максимальной выраженности у обезьяны и у человека. Это взаимное перекрывание дает (что может служить основанием подумать о каком-либо процессе вроде гербартовского усложнения) важные дополнительные сведения о видимом пространстве. Этот механизм вместе с усовершенствованием передней конечности от простой опоры во время передвижения к тонкому инструменту для исследования окружающего мира в самых разнообразных направлениях, вместе с развитием тонких мимических и речевых движений, позволяющих выражать звуками мысли, и вместе с формированием центральных нервных функций, развитие которых этим механизмом стимулируется и обуславливается, оказался, может быть, основным фактором, определившим отеснение человеком других видов животных на пути к той цели, которая представляется определяющей в поведении животного, а именно — ко все более полному подчинению окружающего мира.

Учитывая эти соображения, не следует удивляться тому, что дистантные рецепторы оказывают все более и более направляющее влияние на развитие всей нервной системы в целом. Сказать это, значит сказать не больше, чем то, что единый и подвижный индивидуум управляется и направляется прежде всего своим мозгом. Интегрирующая способность нервной системы у высших животных в значительно большей степени, чем у низших, превратила простую совокупность органов и сегментов в функциональное единство, в индивид с более или менее высоким уровнем этой интеграции. Мы видим, что дистантные рецепторы интегрируют индивид не только благодаря широкому ветвлению их нервных дуг в сфере эффекторных органов через посредство низших центров; они интегрируют главным образом благодаря обширным связям с высшими нервными центрами. Короче говоря, значительно более широкие возможности дистантных рецепторов объясняются тем, что они интегрируют организм через мозг. Сам же мозг вполне можно рассматривать как ганглий дистантной рецепции.

Кратко
и ощущение
лярного зре
возникающ
их суммаци
нии одинак
ниях разно
ствующим
контуров в
ции. Отпра
чек пары
влияния в
циями спс
ощущения
в достаточ
ных путей
значительн
ний. Сход
орган, кот
эта адапт

Мы п
ставлял
в движе
также п
памяти
Время
ствам, п
опыта,
водят с
себе ка
прос о
или чу
пришл
ций вс
являет
можем
чувств
сопро

Лекция 10

СЛИЯНИЕ ОЩУЩЕНИЙ

Краткое содержание. Сравнение первой интеграции движений тела и ощущений. Слияние ощущений на относительно простом примере бинокулярного зрения. Вращающаяся бинокулярная лампа. Ощущения мерцания, возникающие в соответствующих точках сетчатки; отсутствие доказательств их суммации или интерференции при синхронном и при асинхронном мерцании одинаковой частоты. Интерференция таковых восприятий при мерцаниях разной частоты. Невозможность применения закона Тальбота к соответствующим точкам. Парадокс Фехнера. Сравнение превалирующего значения контуров в условиях применения закона Вебера и при бинокулярной суммации. Отправные физиологические стадии реакции, вызываемой с одной из точек пары соответствующих точек сетчатки, и протекании этой реакции без влияния на аппарат второй точки — близнеца. Интерференция между реакциями систем глаз (правого и левого), имеющая место лишь после того, как ощущения, вызванные с правой и левой точек, развиваются настолько, чтобы в достаточной мере подчиняться влиянию интроспекции. Конвергенция нервных путей из правой и левой сетчаток к одной мозговой области и большее ее значение для координации двигательной реакции, нежели для синтеза ощущений. Сходство между моторными и сенсорными реакциями. Головной мозг — орган, который служит в первую очередь для адаптации реакций и в котором эта адаптация происходит.

Мы пытались изучить нервную организацию животного и представляли его себе всего лишь как некую марионетку, приводимую в движение окружающей средой, в которой она находится. Мы также предположили, что это марионетка без страстей, чувств, памяти, не говоря уже о мыслях конкретных или абстрактных. Время от времени мы намеренно обращались к ощущениям и чувствам, подобным тем, которые возникают у нас в результате нашего опыта, и делали мы это для того, чтобы лучше понять, к чему приводят слепые реакции в том организме, который мы представляем себе как некий фатальный механизм. Мы оставили открытым вопрос о том, сопровождают или не сопровождают такие ощущения или чувства те реакции, которые мы изучали. Мы без обсуждений пришли к выводу, что с точки зрения нашего изучения этих реакций вопрос этот, на который в настоящее время нет ясного ответа, является вопросом, не имеющим к нам касательства. Однако мы можем согласиться с фактом, что если таковые ощущения и чувства или нечто, в какой-то мере подобное им, в действительности сопровождают реакции, изучавшиеся нами, то нервный механизм,

с работой которого они связаны, заключен не в рефлекторных дугах, рассмотренных нами, но в полях нервного аппарата, который хотя и связан с ними, но располагается вне дуг, в пределах полушарий головного мозга.

Пытаясь проследить интегрирующую функцию нервной системы в аспекте ее моторики, мы приняли принцип корреляции рефлексов на общем конечном пути в качестве одного из наших основных принципов. Благодаря конвергенции многих различных рефлекторных дуг в направлении к общему эфферентному пути и их слиянию в нем, устанавливается координация использования ими этого пути, координация, которую легко показать.

Было установлено, что некоторые рефлексы настолько коррелированы по отношению к общему конечному пути, что их влияния объединяются и усиливают друг друга. Это аллиированные рефлексы, и они обладают аллиированными дугами.

Ярким примером аллиированных рефлексов и дуг являются те, которые вызываются с рецепторов одной модальности, распределенных в пределах одного района и обслуживающих один и тот же тип рефлекса. Таковыми являются дуги области плеча у собаки, которые обслуживают чесательный рефлекс. Мы также видели, что рефлексы, которые используют один и тот же общий конечный путь, но используют его с различными или противоположными эффектами, коррелированы по отношению к нему в такой мере, что один рефлекс может временно затормозить другой в использовании этого пути. Эти рефлексы по отношению друг к другу мы называли антагонистическими.

Вполне естественной окажется попытка преодолеть расстояние, отделяющее движение от ощущения, избрав эти моторные реакции в качестве отправного пункта. У бульбо-спинальной собаки мы можем вызвать сгибание передней конечности путем приложения стимула к внешнему пальцу лапы. При помощи одновременного раздражения кожи пальцев лапы мы также можем вызвать рефлекс, по своему моторному проявлению близкий к предыдущему. Равным образом мы можем вызвать такой же рефлекс конечности путем одновременного раздражения передней лапы и кожи ее тыльной стороны. Здесь не возникает конфликта между реакциями, вызываемыми одновременно действующими раздражителями. Мы можем далее добавлять одновременное раздражение ушной раковины той же стороны. В данном случае рефлекс получается более сложного характера, но составляющие его частные рефлексы настолько коррелируются в отношении своих общих конечных путей с передней конечностью, что их действия там объединяются и взаимоусиливаются. В дальнейшем мы можем добавлять к этим раздражителям другие, прикладываемые к рецепторам тех видов, которые действительно отличны от любого из кожных рецепторов и поэтому еще больше

раздражают рецептивные зоны общего рефлекса. Мы также можем избирать гармонирующие рецептивные зоны, импульсы из которых поступают совместно и объединяются.

С другой стороны, вместо того чтобы добавлять раздражения, обладающие тенденцией объединяться в продуцировании частного рефлекса, можно возбуждать одновременно с другими рецептивными полями такое поле, реакция которого несовместима с их реакциями. В подобном случае имеет место конкуренция и борьба, в результате чего может наступить торможение этого частного рефлекса и появиться какие-то другие рефлекторные движения.

Вероятно, подобные рассуждения подводят нас к тому, что когда мы сталкиваемся с движениями, регулярно возникающими в результате электрического раздражения определенных точек полушарий головного мозга, например с движениями конечности, то мы, вполне возможно, имеем здесь дело с узловым центром, в котором сходятся различные гармонично действующие нервные дуги, с центром, который вполне достигаем и на который можно воздействовать как на некое единство и получать общий для всех дуг результирующий эффект, хотя это единство и является в высшей степени синтезированным.

Те же рецептивные точки и органы, которые вызывают рефлекторные движения, у интактных животных с неповрежденным мозгом вызывают также и ощущения. Подобно тому как каждый рефлекс обладает рефлекторным движением, характерным для него, так он потенциально обладает по крайней мере и реакцией ощущения. Эти реакции ощущения подобно двигательным рефлексам имеют различные степени сложности. Простой образ воспринимаемого объекта обычно является равнодействующей в отношении внешнего раздражения, поступающего от ряда раздражителей, приложенных совместно к нескольким органам чувств. Этот образ характеризуется несколькими свойствами, воспринимаемыми различными органами чувств. Сигара, вынутая из ящика, может одновременно восприниматься посредством глаза, руки, носа и уха. Объект, который в результате жизненного опыта рассматривается в качестве одиночного объекта, возбуждает нервную реакцию, которая имеет свои отправные пункты во многих рецептивных точках, отличающихся по своим качествам и положению, причем каждая точка — отправной пункт для отдельных нервных дуг. Психический результат реакций, начатых таким образом, усиливается и модифицируется факторами памяти, привязанности, силы воли, морали и т. п., которые заложены в сознании и не вызываются раздражителем непосредственно. Таким образом, нервный процесс, вызванный нервными импульсами, возникающими в рецепторах сетчатки, органов обоняния, кожи и мышц, извечно модифицируется в нервной системе процессами и состояниями, уже существовавшими в ней или же вызванными ею самостоятельно как отражение ее собственной деятельности. Можем ли мы вообще срав-

нивать одновременную координацию нервных факторов в двигательном рефлексе с синтезом нервных элементов, комбинация которых лежит в основе простого чувственного восприятия?

В какой-то мере мы можем упростить комплексность восприятия тем, что ограничим возникновение восприятия путями лишь одного органа чувств, например зрения, выделив объект, например видимую сигару. Здесь мы отключаем ее прямое воздействие на другие сенсорные каналы — тактильный, обонятельный, слуховой, мышечный и т. п. Сигара может быть только показана глазу. Затем в качестве внешнего раздражения мы оставили лишь слияние образов левого глаза и правого глаза. Это слияние настолько полное, что при помощи самонаблюдения мы не можем в зрительном образе отличить образ, воспринятый правым глазом от образа в левом глазу. Более того, это слияние относится к разряду таких простейших явлений, что интроспекция не в состоянии проследить его ни в одном из проявлений памяти или суждения. Это, вероятно, врожденное качество — качество, присущее человеческому сознанию на самых ранних этапах его пробуждения. Можно еще больше упростить нашу задачу заменой трехмерного предмета, например сигары с ее перспективной тенью, различиями в окраске, с ее характерными ассоциациями и т. д., более простым относительно незначимым предметом дисковидной формы с окраской умеренной, ровной и бесцветной яркости и размером достаточно малым, чтобы целиком уместиться на центральной части каждой сетчатки. В этом случае нам предоставится возможность испытать, в какой мере зрительное единство наблюдаемой поверхности, воспринимаемой левым и правым глазом вместе, зависит от непосредственного слияния сенсорных путей, возбуждаемых образами в правом и левом глазу соответственно. Можно попытаться сделать это следующим образом [299].

Наблюдается матовое стекло двойной толщины, просвечиваемое лампой. Лампа эта устанавливается по оси вращающегося цилиндра (рис. 75). На поверхности цилиндра один над другим располагаются три горизонтальных яруса прямоугольных отверстий. Хотя лампа и установлена по оси вращения этого поворотного цилиндрического экрана, тем не менее она закреплена абсолютно независимо. Пластина матового стекла устанавливается между лампой и внутренней поверхностью отверстий вплотную к ним.

С внешней стороны вращающегося цилиндрического экрана располагается фиксированный полуцилиндрический экран, центrovанный с вращающимся, причем диаметр его превышает диаметр вращающегося лишь настолько, чтобы он мог поворачиваться свободно (рис. 76). На неподвижном цилиндрическом экране находятся четыре круглых отверстия, из которых два расположены по одной горизонтали, третье над левым отверстием этой горизонтальной пары и четвертое точно на таком же расстоянии под правым отверстием этой пары. Расстояние по горизонтали между

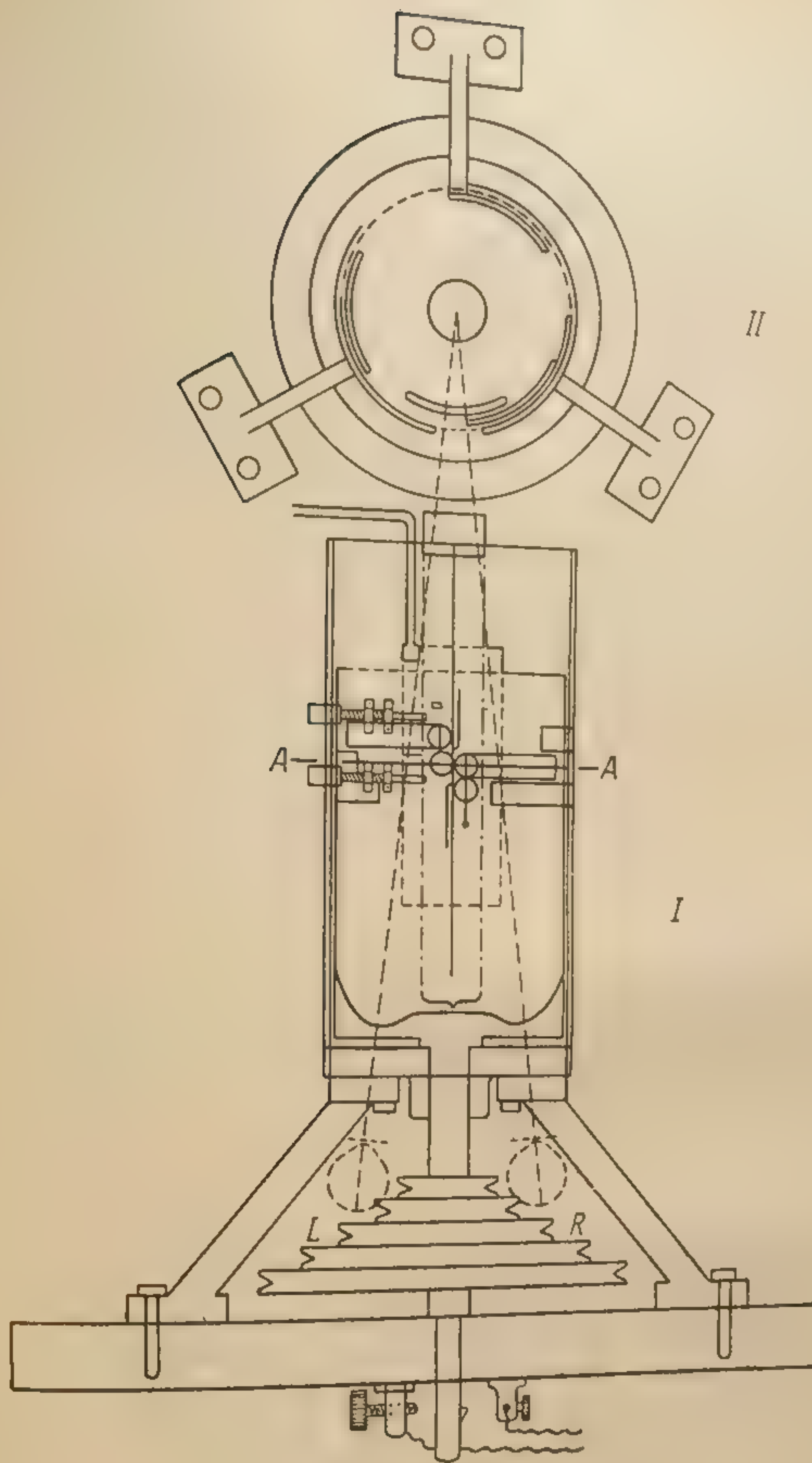


Рис 75. Вращающийся фонарь.

I — вертикальный разрез; *II* — горизонтальный разрез по *A—A* (опоры видны в перспективе). Обозначения глазных яблок, экранов (для зрачков и конвергентной зрительной оси относятся к *II*, но нанесены через *I*. План фонаря представлен в $\frac{1}{4}$ натуральной величины. Описание дано в тексте.

центрами правого и левого отверстия составляет 9 мм. Диаметр каждого отверстия 8 мм. Расстояние между центрами отверстий по вертикали точно такое же, как и расстояние между центрами ярусов на вращающемся цилиндрическом экране, а именно 11 мм. При проведении эксперимента эти четыре круглых отверстия на внешнем неподвижном цилиндрическом экране наблюдаются с такого расстояния, что когда линия визуального направления правого глаза проходит через центр правого отверстия, она пере-

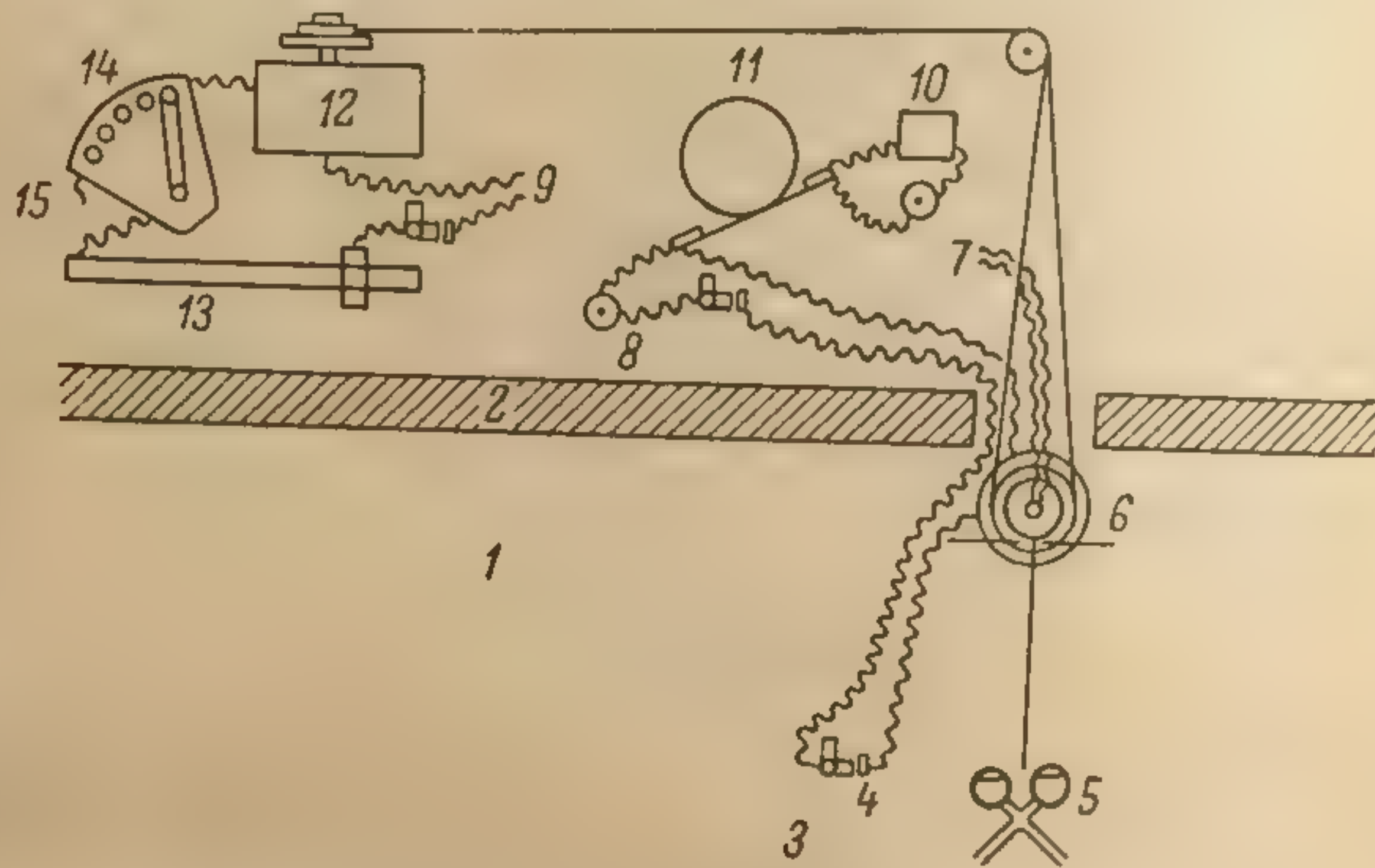


Рис. 76.

1 — темное помещение; 2 — стена; 3 — экспериментатор; 4 — ключ; 5 — глаза; 6 — вращающийся фонарь; 7 — цепь источника света; 8 — цепь счетчика скорости; 9 — цепь привода; 10 — отметчик времени; 11 — записьвающий цилиндр; 12 — электромотор; 13 — тонкая регулировка; 14 — грубая регулировка; 15 — сопротивление.

крещивается (рис. 76) у оси цилиндрической лампы с линией визуального направления левого глаза, которая проходит через центр левого отверстия.

При таком положении вещей образы нижнего левого отверстия и верхнего правого отверстия визуально сливаются воедино. И тогда они представляются как среднее из трех отверстий, расположенных вертикально одно над другим.

Между глазами и отверстиями под прямым углом к плоскости лба устанавливается тонкий экран черного цвета (рис. 76), который располагается так, чтобы полностью закрыть правые отверстия от левого глаза, а левые отверстия от правого глаза.

Вращающийся экран приводится в действие электромотором. Скорость его вращения регулируется ступенчатым и скользящим переключателями. Скорость вращения цилиндрического экрана регистрируется отметкой каждого полного оборота его оси путем записи электромагнитного сигнала на движущейся черной ленте

(рис. 76). Время отмечается пятью долями секунды на той же ленте самопишущими часами.

Внутренний экран, поворачиваясь, попеременно открывает и закрывает круглые отверстия в неподвижном внешнем экране на равные промежутки времени. Внутренний экран с его тремя ярусами отверстий изготовлен из трех секций, в каждой из которых находится один ярус отверстий. Секция со средним ярусом подсоединяется таким образом, что его отверстия могут быть установлены с любыми требуемыми интервалами по отношению к отверстиям нижнего яруса. Подобным же образом подсоединяется верхний ярус к среднему ярусу. Таким путем можно добиться того, что самое верхнее круглое отверстие будет открыто, когда нижние закрыты, или оно будет закрыто, когда нижние закрыты, или оно будет открыто на любую требуемую величину раньше нижних или после них и, наконец, оно может быть оставлено постоянно открытым путем удаления верхней части вращающегося экрана. Те же отношения можно установить между отверстиями среднего ряда и нижнего ряда.

Образы левого и правого отверстий могут быть сведены к одинаковым горизонтальным уровням, когда одеваются слабые призмы, причем основные линии вершины располагаются вертикально. Посредством конвергенции наблюдающий может немедленно объединить четыре образа в два. Тонкая горизонтальная нить, разделяющая пополам каждое из двух средних горизонтальных отверстий, и такие же нити, разделяющие пополам два других отверстия по вертикали, служат для того, чтобы наблюдающий мог удостовериться в бинокулярности наблюдения. Когда все эти четыре отверстия воздействуют на наблюдающего подобным образом, то при пристальном бинокулярном наблюдении они воспринимаются как два равномерно освещенных диска, находящихся один над другим по вертикали и разделенных на квадранты тонким крестом черного цвета. При помощи затворов, которые устанавливаются самостоятельно, можно отдельно закрывать от наблюдения каждый из этих секторов или любую его часть по вертикали.

Целью вышеописанного расположения является достижение следующих условий. Абсолютно идентичные образы, воспринимаемые областями сетчатки, полностью соединяются. Этим областям присуще не только так называемое геометрическое подобие, но и полное бинокулярное взаимодействие во время наблюдения благодаря конкурирующей конвергенции и аккомодации. Исчезновение и возникновение образов происходит *pari passu* в обоих глазах, т. е. с одинаковой скоростью и в одинаковом направлении. Это может происходить синхронно или с любой требуемой последовательностью по времени. Чтобы скорость обоих процессов была одинакова, все затворы следует располагать на одном стержне.

Каждый дисковидный образ будет иметь на сетчатке диаметр около 570 мк. Это означает, что когда образ направлен на *fovea*

centralis, то он займет площадь, практически свободную от палочек, но содержащую примерно 2800 колбочек. При одинаковом направлении передачи для всех затворов и при установке их на одновременные правый и левый образы, возникающие в идентичных точках двух сетчаток, яркие образы в последних устанавливаются прогрессивно в идентичных точках и также прогрессивно угасают в этих точках. Или наоборот, если затворы устанавливаются для точно чередующихся правого и левого образов, то затемнение образа в одном глазу начинается в то же время и в той же точке, в которой образ возникает в другом глазу. Так же он и угасает. В зависимости от скорости вращения, используемой при наблюдениях, время, за которое затвор полностью открывает или закрывает каждый яркий диск, колеблется между 0.011 и 0.002 сек. Ошибка, которая могла бы иметь место, избегается за счет согласованности направления движения правого и левого затворов.

Тот факт, что точки сетчатки, которым образы сообщаются синхронно или в требуемой последовательности, являются истинно идентичными, подтверждается следующим: 1) тем, что парные физические образы зрительно воспринимаются как один, 2) тем, что максимальная несоразмерность границ вращающихся затворов составляет на сетчатке около 7 мк, в то время как линия несоразмерности сетчатки по вертикали, которая ограничивает бинокулярную комбинацию, составляет около 350 мк. Более того, контур, проходящий под углом зрения в 2° за $\frac{1}{90}$ сек. в данных экспериментах совсем не воспринимается как контур.

Трудности, возникающие ввиду изменения ширины зрачка, устраняются искусственными зрачками. Равномерная яркость освещения 4—8-миллиметровых отверстий, закрытых матовыми стеклами, достигается применением свечеподобной лампы значительной длины (12 см) с прямой нитью накаливания и установкой ее точно по оси цилиндрического экрана. Вращающийся экран изнутри покрыт черной краской, с тем чтобы свести отражение до минимума.

Таким образом, на центральное поле накладываются один над другим два удвоенных образа. Левые и правые компоненты каждого из них могут или синхронно, или поочередно объединяться. Фовеальный пристальный взгляд может переводиться с одного образа на другой по желанию наблюдающего и так часто, как он того хочет. Это происходит в доли секунды за счет незначительного (т. е. менее чем на 3° смещения глазных яблок). Сравнение, которое достигается подобным образом, вполне надежно.

СИММЕТРИЧНОЕ МЕРЦАНИЕ

При подобной настройке аппаратуры можно исследовать различные бинокулярные комбинации, сравнивая их друг с другом или с монокулярными образами.

Как было показано выше, аппаратура позволяет наводить сходные образы на абсолютно подобные точки двух сетчаток: или синхронно на оба глаза или попеременно на правый и левый глаз с точностью по времени не менее чем 0.0006 сек. для самых низких скоростей смены и не менее чем 0.0001 сек. для наивысших. Первое сделанное сравнение (опыт 1) может быть использовано для того, чтобы выяснить, есть ли какое-либо различие между скоростями перемены едва лишь воспринимаемого мерцания в двух биноккулярных образах, причем один подается с синхронными правым и левым освещенными, а другой с переменными правым и левым освещенными. Это объясняется графически диаграммой (рис. 77).

Диаграмма представляет нижний составной образ как синхронный, но в серии наблюдений синхронным может быть иногда верхний образ, а иногда нижний, и наблюдающему не сообщается об этих сменах. Наблюдения могут основываться на переходе от мерцающего к немерцающему ощущению и, наоборот, на переходе от немерцающего к мерцающему. При последнем наблюдающий имеет более нейтральный подход к критическому наблюдению. Сравнение наблюдающих лиц при скоростях перемены, обеспечивающих заметное мерцание в обоих образах, показало, что они восприняли мерцание меньшим при переменной комбинации, нежели при синхронной. Это различие при низших скоростях склоняет субъекта к предположению, что полное угасание мерцания пропадет скорее в том образе, который при медленных перерывах, кажется, мерцает еще меньше. Следовательно, лучше всего выяснять суждение субъекта тогда, когда образы начинают подаваться абсолютно без мерцания, причем скорость их смены должна с самого начала быть достаточно высокой, чтобы исключить мерцание.

Мнение субъекта, которое сообщается при соблюдении этих условий, почти всегда сводится к тому, что действительно существует весьма незначительное различие между частотой перерывов, требуемых для угасания мерцания в синхронной и переменной комбинациях соответственно. В переменной комбинации мерцание исчезает при незначительно меньшей частоте перерывов, чем в синхронной комбинации. Все наблюдающие субъекты сходятся на том, что как только частота перерывов снимает мерцание в обоих дисках, внешний вид их становится совершенно одинаковым, и тогда их нельзя различить по яркости. Точка, освещаемая с частотой перерывов, достаточной для того, чтобы устранить ее мерцание, когда на нее смотрели только одним глазом, все же слегка мерцала почти для всех наблюдателей в моих опытах, когда они смотрели на нее обоими глазами. Подобное же явление было отмечено большинством испытуемых при расположении (опыт 2), представленном на рис. 78.

Как они сообщали, биноклярное расположение требует слегка более повышенной частоты для устранения мерцания, чем моно-

кулярное. Кроме того, в бинокулярном образе тотчас же появляются признаки мерцания, если при частоте перерывов, достаточной лишь для того, чтобы устранить мерцание только в одном из компонентов монокулярных образов, один из этих образов, перед тем затемненный, снова будет восприниматься так, что будет воздей-

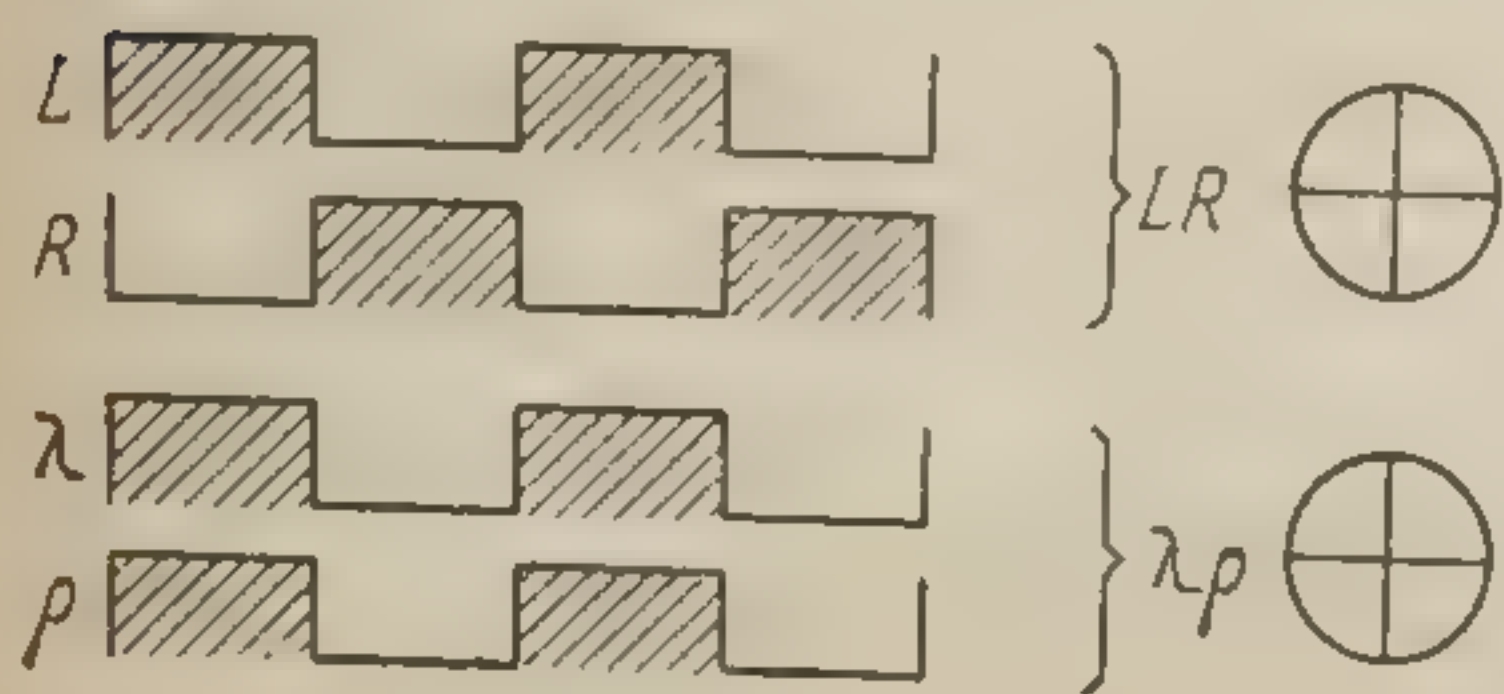


Рис. 77.

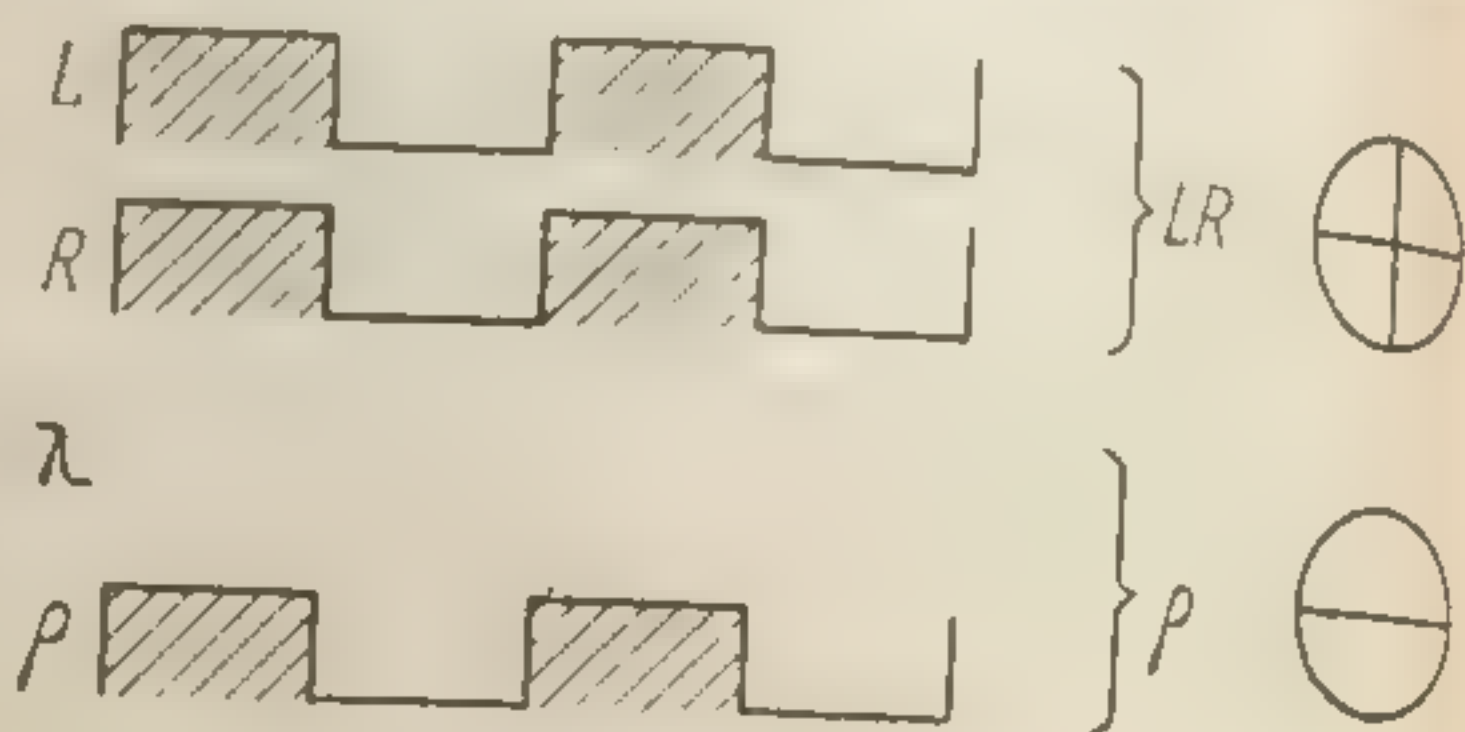


Рис. 78.

ствовать пара с синхронным расположением по фазе. Можно настаивать, что это происходит в силу того, что свежая область сетчатки обладает повышенной чувствительностью к мерцанию. Справедливо и то, что мерцание, вызванное подобным образом, обладает тенденцией к быстрому уменьшению, но тем не менее это явление, кажется, так и остается невыясненным.

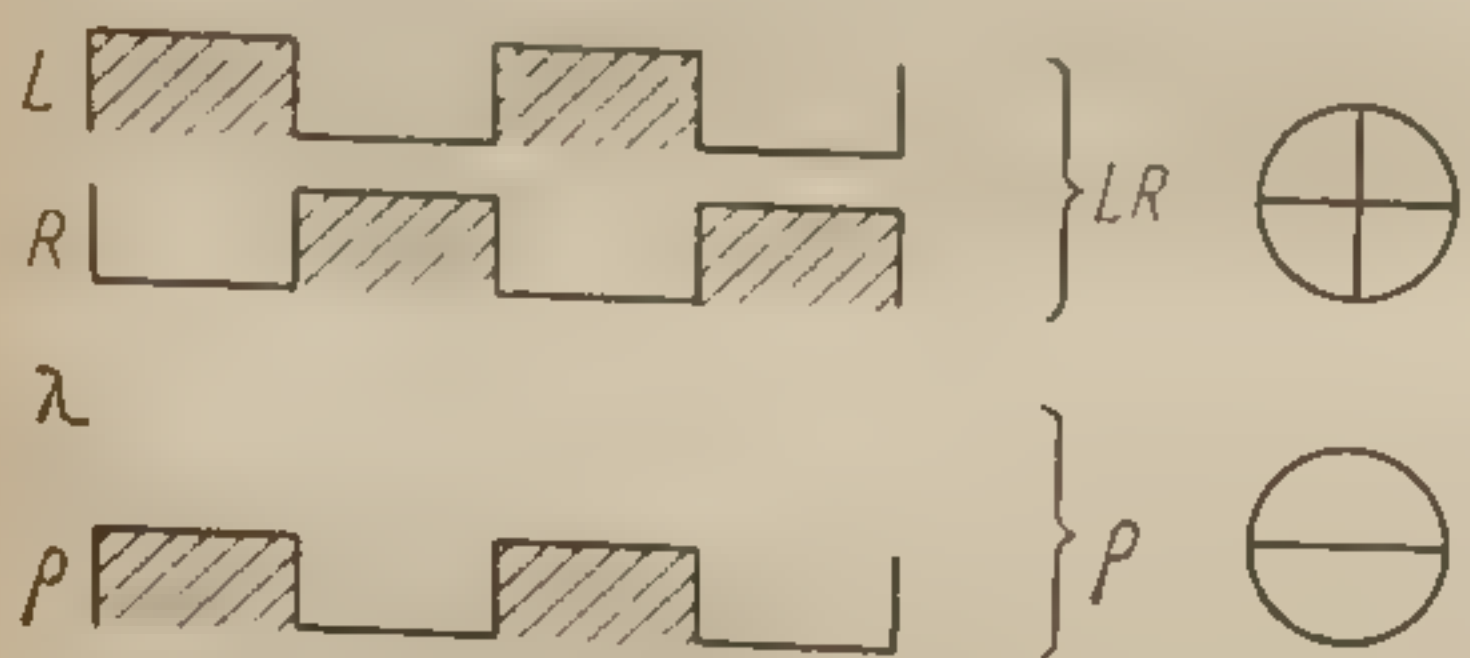


Рис. 79.

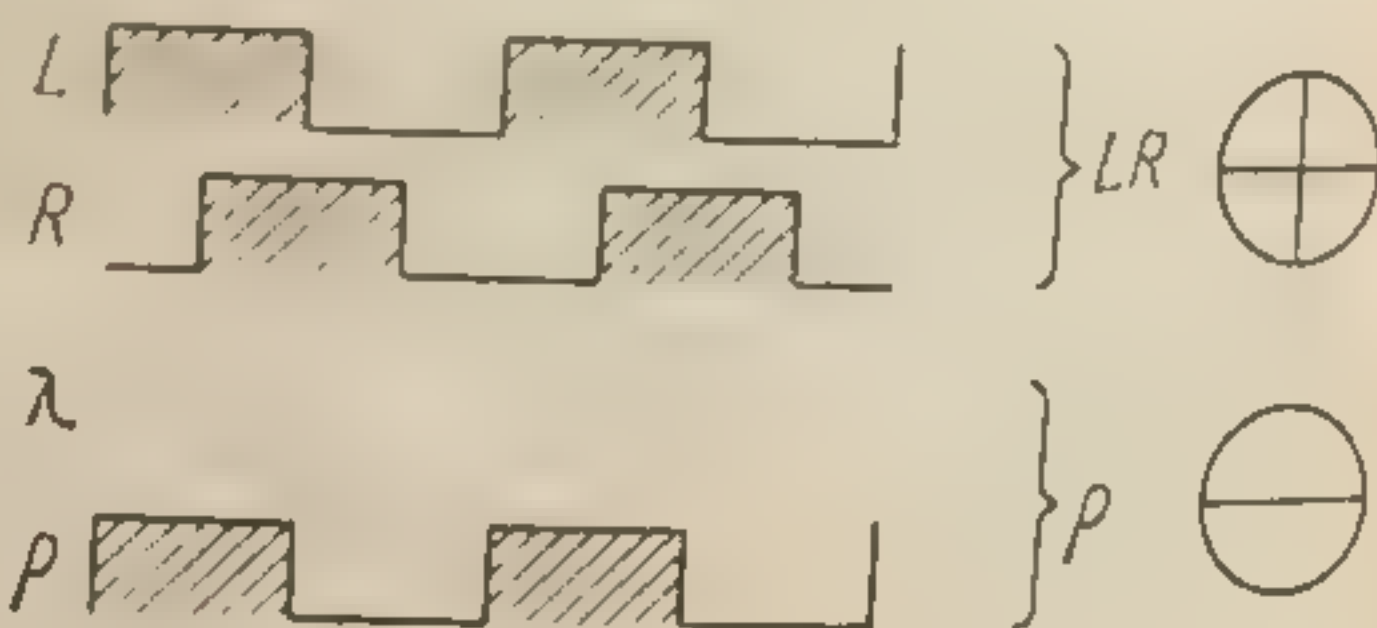


Рис. 80.

Опыт 3. Наоборот, при расположении, указанном на рис. 79, некоторое количество испытуемых, но не все, приходят к заключению, что бинокулярный образ для исчезновения мерцания требует частоту прерывистого освещения немного меньшую, чем монокулярный образ. Кроме того, некоторые испытуемые находят, что когда наблюдается переменная справа налево комбинация при частоте перерывов освещения, достаточной, чтобы устранить мерцание, то тогда затемнение одного из компонентов монокулярного образа вызывает появление легкого мерцания.

Из этих наблюдений становится очевидным, что одинаковые фазы мерцающего освещения, если они подаются одновременно на однородные области сетчатки, действительно, весьма незначительно усиливают друг друга в восприятии и весьма незначительно ослабляют друг друга, если они рассчитываются по времени так,

чтобы подаваться строго поочередно. Однако общим результатом данных наблюдений явилось то, что со стороны ярких фаз в одном глазу, устраняющих темные фазы в соответствующей точке другого глаза, вряд ли присутствуют какие-либо признаки подобной интерференции. Если исходить из отсутствия влияния на скорость мерцания, то наличие темной фазы на точке сетчатки A^1 не видоизменяет яркую фазу, протекающую синхронно в однородной точке сетчатки A , и наоборот. Если освещенность яркой фазы или затмение темной фазы были бы понижены в точке A до уровня точки A^1 , то частота раздражения для снятия мерцания должна уменьшиться. Но она не меняется за исключением изменений весьма незначительных и сомнительных.

Если дело касается эффекта восприятия, то светлая фаза в одном глазу не интерферирует и не объединяется с одновременно проходящей темной фазой в другом глазу и наоборот. При переменном правом и левом расположении они также не присоединяются в качестве ряда дополнительных раздражителей к подобному ряду раздражителей, прикладываемых к другому глазу. Если бы они присоединялись, то скорость поворотов цилиндрического затвора, требуемая для снятия мерцания в верхней бинокулярной области LR (рис. 79), намного уменьшилась бы по сравнению со скоростью, требуемой для снятия мерцания в монокулярной области. Но это не имеет места. Скорость вообще не снижается, за исключением малого различия, отмеченного некоторыми лицами, как описывалось выше. Подобный же результат, только более определенный, был получен при соблюдении условий, представленных на рис. 80 (опыт 4).

При таком расположении ни один испытуемый в моих опытах ни разу не отметил различия между монокулярным и бинокулярным образами ни в отношении очевидной скорости мерцания, когда оно было умеренного уровня, ни в отношении скорости перерывов, требуемой для устранения мерцания. Это расположение (рис. 80), вероятно, играет весьма важную роль при решении данного вопроса. При переменном справа налево расположении (рис. 77, LR , верхняя комбинация) и в случаях изменений фаз могло быть и так, что для ощущения мерцания не имело значения то, что изменение направлялось от светлого к темному и от темного к светлему. Если бы скорости перерывов были бы одинаковы справа и слева и сами перерывы были бы синхронны, то тогда по отношению к мерцанию такое расположение могло бы являться лишь равноценным расположению синхронному справа налево (рис. 77, нижняя комбинация) или монокулярному перерыву (рис. 80) снимает одинаковой скорости. Данное расположение (рис. 80) снимает эту дилемму. Более того, оно помогает решить вопрос о незначительном усилении и незначительном снижении мерцания, присутствующим, как показали опыты, строго синхронному и переменному расположением. Для удобства это расположение можно обозна-

чить термином «промежуточное» расположение. Физиологическое раздражение, которое оно сообщает объединенной сетчатке, по любутому подсчету подается с удвоенной скоростью для каждой сетчатки, рассматриваемой отдельно от ее сопарницы. И все же скорость вращения цилиндрической лампы, требуемая для устранения мерцания, в этом опыте остается одинаковой как для бинокулярного образа, так и для монокулярного.

Возникает вопрос, можем ли мы рассматривать в качестве зрительно несуществующего темное поле, покрывающее зону сетчатки, которой сообщается яркий образ. Это положение выдвигалось выше, и на него указывается в диаграммах (рис. 78, 79, 80). На них там, где один образ представлен как монокулярный, соответствующая область другой сетчатки совсем не отражена на диаграмме. Это представляется допустимым, когда обеспечивается отсутствие всех деталей или контура темного поля, видимого другой сетчаткой, за исключением одного компонента сравниваемого бинокулярного образа. Когда это поле абсолютно свободно от других контуров, не изменяется и не имеет границ, то глубина затемнения, которым оно обладает, не имеет особого значения. Оно может быть слегка серым или даже беловатым и не оказывать никакого-либо влияния на ощущения в другом глазу. Это условие, вероятно, можно сравнить с привычным фактом невозможности видеть темное поле закрытым глазом, когда другой глаз наблюдающего рассматривает детальный образ [166]. По этой причине зрительный образ, возникающий в результате показа яркого диска только для одного глаза, как это делалось при расположении, представленных на рис. 79, 80, 81, расценивался в качестве истинно бинокулярного производного, не осложненного никаким компонентом образа с другой сетчатки. Соответствующая область последней расценивалась как временно бездействующая не столько в силу затемнения, сколько в силу неограниченной неоднородности поля, как например зрительный покой при закрытии глаз. При подобной пустоте пункты сетчатки становятся свободными от влияния действующего механизма сознания, если, и это весьма существенно, соответствующая область сетчатки находится под воздействием определенного образа. Здесь, вероятно, вступает в силу положение Мак-Дугалла [232] о борьбе за энергию между взаимосвязанными нейронами, так как при обоих закрытых глазах темная пустота действительно становится видимой. Даже тогда, когда открыт один глаз, но поле его будет расплывчатым и однородным, могут наблюдаться мелькания (Eigenschwarz) в закрытом глазу (Пуркинье, Фолькманн, Геринг).

Можно было бы предполагать, что строго обратное раздражение областей-близнецов сетчатки повлечет к некоторой интерференции в ощущениях мерцания, вызванных подобным образом.

однако дан
полное) как
ваемого так
переобратны
себя так, сл
ханизму ош
сохраняли по
даже тогда, к
исходя из о

В вышео
щих област
влияния дру
на мерцание
реакциями, и

Представи
зованных из
каждый из п
(опыт 5). Пре
из двух комп
ры (λ_r) один
(рис. 81) на п
нокулярный с
физической я
ща зрительно
обладающий
шей частотой
рости оборот
мые для устр
наков мерца
скоростей, т
рис. 82 показ

В этом сл
для устранен
буемая для у
образом, был
мерцания в λ
в секунду при
Затемнени
стоте переры
немедленно
исчезало, ка
В данном
ственной обл
лась для осв

Однако данные опытов указывают на отсутствие (практически полное) какой-либо интерференции в процессе мерцания, вызываемого таким путем. Правые и левые соответствующие ретинально-церебральные точки, будучи испытаны на реакции мерцания, вели себя так, словно они не были присущи какому-либо единому механизму ощущения, вызванного их реакциями на мерцание, и сохраняли полную индивидуальность во временных соотношениях даже тогда, когда они полностью объединялись, как можно судить, исходя из отношения к полю зрения.

АСИММЕТРИЧНОЕ МЕРЦАНИЕ

В вышеописанных опытах ощущения мерцания соответствующих областей двух сетчаток проявляются почти полностью без влияния друг на друга. Однако в других опытах испытания на мерцание показывают значительное взаимовлияние между реакциями, вызываемыми в соответствующих областях.

Представим два бинокулярных образа LR и $\lambda\rho$, одинаково образованных из одинаковых монокулярных компонентов, причем каждый из них равен другому по яркости и частоте перерывов (опыт 5). Представим также, что из двух компонентов одной пары ($\lambda\rho$) один (ρ) будет заменен (рис. 81) на прерывающийся монокулярный образ (ρ') такой же физической яркости, что присуща зрительному образу ρ , но обладающий значительно большей частотой перерывов. Скорости оборотов лампы, требуемые для устранения всех признаков мерцания в ρ' , ниже скоростей, требующихся для устранения мерцания в L, R, λ . На рис. 82 показано это расположение.

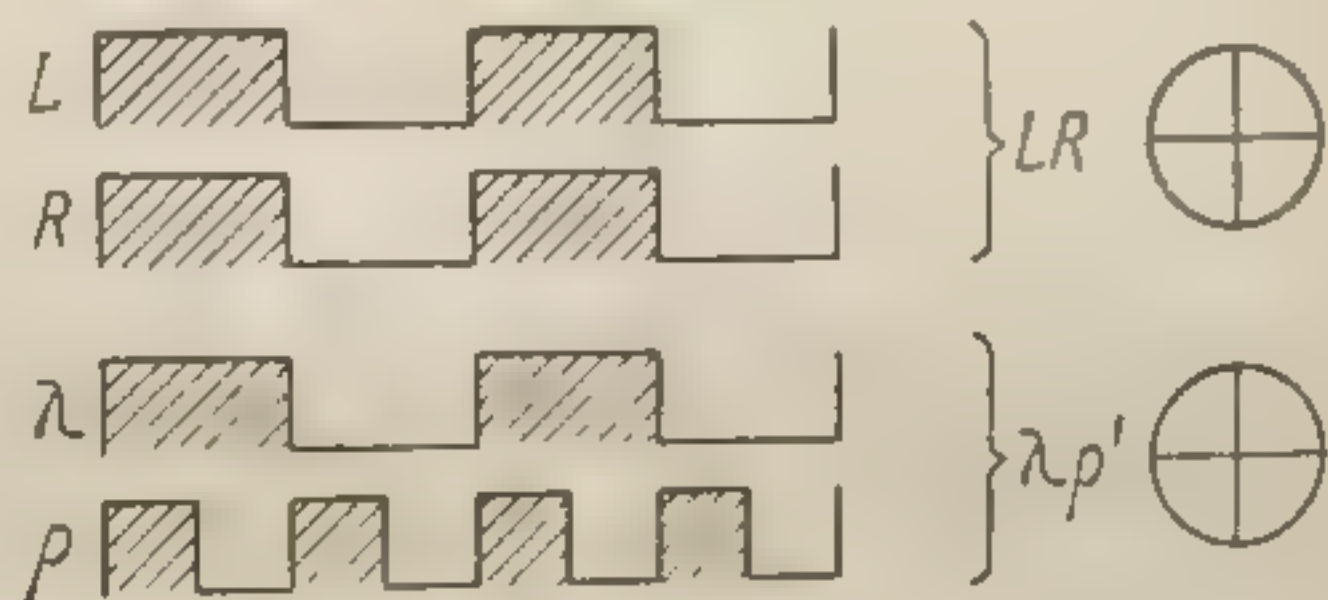


Рис. 81.

В этом случае найдено, что частота перерывов, необходимая для устранения мерцания в $\lambda\rho$, намного ниже, чем частота, требуемая для устранения мерцания отдельно в LR, L, R, λ . Таким образом, было обнаружено, что частота, требуемая для устранения мерцания в $\lambda\rho$ (испытываемый Г. Г.), в среднем равнялась 52.2 фазы в секунду при 61.9 фазы в секунду для LR, L, R, λ в отдельности.

Затемнение образа ρ' в бинокулярной комбинации $\lambda\rho'$ при частоте перерывов, достаточной для устранения в ней мерцания, немедленно вызвало мерцание, которое, однако, немедленно исчезало, как только образ ρ' вновь вводился в комбинацию.

В данном случае интенсивность стабильного освещения родственной области бралась равной той силе, которая использовалась для освещения монокулярного мерцающего образа. Продол-

жительность светлых и темных фаз при каждом обороте лампы была равной; одинаковой была и их интенсивность. Однако это явление наблюдалось также и тогда, когда стабильный монокулярный образ был менее ярким (опыт 6, рис. 82) или более ярким (опыт 7, рис. 83), чем мерцающий монокулярный образ, с которым он объединялся. Это иллюстрируется следующим примером.

Опыт 6. В сбалансированной паре бинокулярных образов LR и $\lambda\rho$, составленных из тщательно стабилизированных образов L , R , λ и ρ , монокулярный образ ρ был заменен ρ' , обладающим в пять раз большей скоростью перерывов и в условиях стабильности сообщаящий лишь $1/9$ яркости образов L , R , λ и ρ . Частота перерывов, требуемая для устранения мерцания в бинокулярном образе $\lambda\rho'$ (рис. 83), оказывалась тогда 72.1 фазы в секунду, тогда

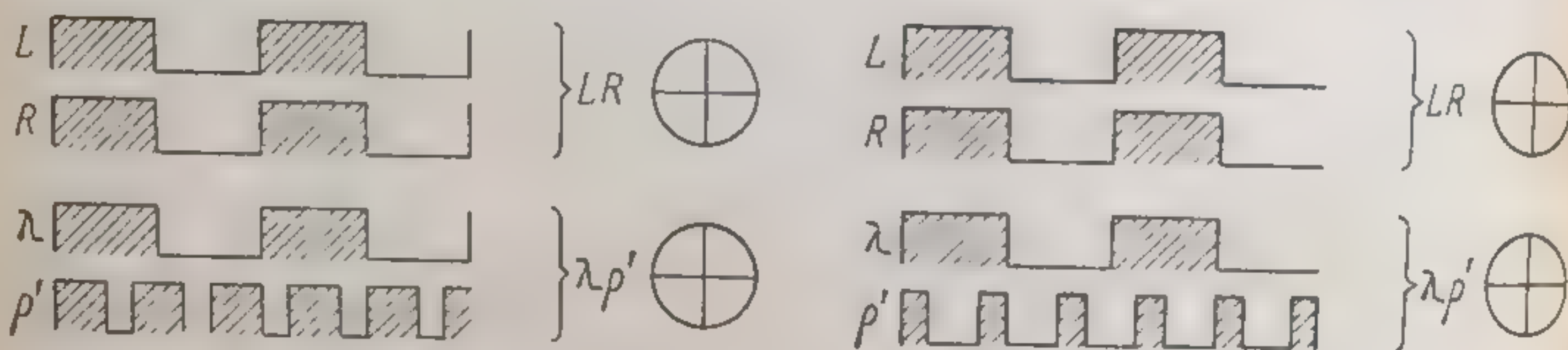


Рис. 82.

Рис. 83.

как в LR и в λ , L и R отдельно она была 75.5 фазы в секунду, как и прежде. Таким образом, стабильное ощущение от образа ρ' снизило вибрацию мерцающего ощущения с родственной точки, находящейся под влиянием образа λ , на 3.4 фазы в секунду.

Опыт 7 (рис. 83) иллюстрирует наблюдение, в котором образ ρ в бинокулярной комбинации $\lambda\rho$ был заменен образом ρ' с частотой перерывов в три раза выше, благодаря чему возник постоянный образ в пять раз ярче, чем образы L , R , λ в условиях стабильности. В данном случае оказалось, что частота перерывов, требуемая для устранения мерцания в бинокулярном образе $\lambda\rho'$ (рис. 83), была 57.8 переменной ровной фазы от λ в секунду. В то время как в LR , в λ , L и R , взятых в отдельности, количество требуемых фаз оказывалось 63.6 в секунду.

Образ $\lambda\rho'$ был зрительно отчетливо ярче, чем LR или любой из монокулярных образов λ , L и R .

Эти наблюдения, так же как и наблюдения, представленные на рис. 81, показывают, что уменьшение мерцания в составном образе $\lambda\rho$ при расположении, указанном на рис. 82, происходит не просто за счет снижения его яркости. В действительности наблюдения, показанные на рис. 84, представляют интересный случай фотометрии мерцания, когда ярче и с перерывами освещаемая поверхность мерцает в меньшей мере, чем более тусклая.

В данном добавление стабильной фазе прерывчатки способствовало ее к фазе без изменения

Это могло физиологическое правое и тотчас же за из монокулярного образа, подобостей возника яркости обобщенное этим интерференцией

Более того предположение образом, действующей сетчатки, и реакции на сетчатки.

СРАВНЕНИЕ

Закон Тальбота (есть сетчатка интеграции) Другими словами раздражителем точку сетчатки яркости по самую точку В какой мере явление единично рассматривать как они то проверяется Расположение треска

В данном случае условия опыта заставляют предполагать, что добавление стабильной яркости, сообщаемой одному глазу, к темной фазе прерывающейся яркости в соответствующем пятне сетчатки способствует освещению последней в большей мере, а добавление ее к фазе, равной с ней яркости, оставляет ее практически без изменений.

Это могло бы явиться свидетельством интерференции чисто физиологических процессов, вызываемых с соответствующих точек правой и левой сетчаток. С другой стороны, результат опыта тотчас же заставляет думать, что бинокулярный образ возник из монокулярного мерцания и монокулярного немерцающего образа, подобно тому как из пары отдельных монокулярных яркостей возникает одна бинокулярная яркость, близкая к средней яркости обоих компонентов. Правило комбинации, иллюстрированное этими данными, мало дает нам в случаях суммации или интерференции ретинальных и чисто физиологических процессов.

Более того, опыты с симметричным мерцанием опровергли предположение, что реакция ощущения, вызванная длительным образом, действующим на одну из двух соответствующих областей сетчатки, интерферирует или объединяется с отдельными фазами реакции на прерывающийся образ в области-близнеце другой сетчатки.

СРАВНЕНИЕ МОНОКУЛЯРНОГО И БИНОКУЛЯРНОГО ЗРЕНИЯ

Закон Талбота [14] был непогрешим для одного глаза в условиях применения прерывистого освещения по всему широкому диапазону обычной интенсивности. Справедлив он и для двух глаз в таких условиях расположений световых раздражений, что практически они эквивалентны методу одновременно справа и слева для симметричного мерцания. Интересно было бы проследить, для какого момента обе сетчатки будут все же следовать закону Талбота (если они действительно следуют ему) в условиях, когда обе сетчатки подвергаются воздействию до появления признаков интеграции обеих сетчаток в функционально единую сетчатку. Другими словами, в условиях действия быстро повторяющегося раздражителя, когда один раз он уже подействовал на какую-то точку сетчатки, возникает вопрос, одинаково ли для зрительной яркости подействует следующий цикл этого раздражителя на ту же самую точку сетчатки или же на точку-двойник на другой сетчатке. В какой мере обе сетчатки, когда их действие направлено на достижение единства восприятия в бинокулярном зрении, могут рассматриваться в качестве функционально объединенной сетчатки и как они тогда реагируют в качестве единой сетчатки, если она проверяется на закон Талбота?

Расположение переменного слева направо (опыт 1, LR) обеспечивает требуемый способ раздражения. Когда скорости вращения

лампы слишком высоки, для того чтобы допустить мерцание, то появляется бинокулярный образ LR (рис. 78) с яркостью, равной λ_r , и с монокулярными образами λ или r , взятыми отдельно. Отсюда закон Тальбота в вышеупомянутом смысле не только не справедлив для двойной сетчатки, рассматриваемой в качестве функционально единой, но здесь нет и намека на подчинение этому закону. Поэтому две соответствующие точки в этом отношении не интегрируют на одной ретинальной поверхности.

Часто отмечалось, что при использовании всех четырех образов от лампы с равной их освещенностью и с частотами перемен, слишком высокими, чтобы допустить мерцание, яркость бинокулярной комбинации любой их пары отчетливо не превышала яркость монокулярной. В некоторых случаях бинокулярная комбинация в действительности оказывалась едва лишь заметно ярче. Таким был, например, случай, когда из четырех образов лампы два находящихся на одинаковом горизонтальном уровне объединялись путем простой конвергенции. Этот избыток яркости является широко известным явлением, изучавшимся Джурином, Гэррисом [8], Фехнером [26], Аубертом [37], Валериусом [52] и др. Однако часто имели место случаи, когда не наблюдалось никакого превышения яркости бинокулярных комбинаций над яркостью их тщательно уравновешенных монокулярных компонентов. В этих наблюдениях яркость физических образов намного превышала порог адаптированного к свету глаза, а систематических наблюдений над глазом, адаптированным к темноте, я не проводил. С тем чтобы обеспечить хорошие условия для сравнения яркости бинокулярного и монокулярного образов, можно прибегнуть к следующему опыту.

Опыт 8. В зрительное поле для сравнения друг с другом помещаются два образа LR и $\lambda_r \frac{1}{2}$. LR состоит, как и в предыдущих опытах, из равных соответствующих дисковидных образов для левого и правого глаз. $\lambda_r \frac{1}{2}$ состоит из образа для левого глаза, подобного L и R , за исключением того, что он находится в зрительном поле немного выше или ниже их. С правой половиной λ комбинируется образ правой половины образа лампы, опять-таки подобный другим, за исключением того, что левая половина его затенена до полной темноты общего поля, лишенной каких-либо деталей. Когда все это сделано, два противоположных зрительных образа LR и $\lambda_r \frac{1}{2}$, наблюдаемых в условиях абсолютно постоянной окулярной фиксации, являются стабильными, и нет заметной разницы в их яркости. Более того, не просматривается стык между половинами $\lambda_r \frac{1}{2}$, и не видно разницы в яркости этих

половин. После продолжительного наблюдения борьба их начинает внушать опасения, но к определенному выводу можно прийти и до того, как это произойдет.

В этом опыте, вероятно, может оказаться, что равенство яркости половин $\lambda r \frac{1}{2}$ является следствием того, что образ $r \frac{1}{2}$ в действительности полностью отсутствует в сознании во время сравнения. Этот образ может впасть в соперничество с частично отличным, соответственно помещенным образом λ для левого глаза.

Опыты Мак-Дугалла [223] придают весомость такому вероятному возражению. Восприятие горизонтальной линии в правой половине $\lambda r \frac{1}{2}$ является, однако, гарантией того, что присутствует по крайней мере часть монокулярного образа $r \frac{1}{2}$. Но для того чтобы с большой убежденностью удостовериться, действительно ли взаимодействует в сознании образ $r \frac{1}{2}$ с λ во время зрительного уровня, можно употребить следующее расположение.

Опыт 9 (рис. 84). Когда вращающаяся лампа устанавливается так, что образы L , R , λ и $r \frac{1}{2}$ имеют одинаковую яркость в условиях стабильности и присутствии мерцания, $r \frac{1}{2}$ подается с меньшей частотой перерывов, чтобы вызвать мерцание, в то время как другие образы остаются без изменения. Затем используется такая скорость поворота лампы, при которой различается лишь незначительный признак мерцания в $r \frac{1}{2}$, когда он бинокулярно объединяется с λ . Уравнение $LR = \lambda r \frac{1}{2}$ тогда справедливо, хотя мерцание все же едва заметно наблюдается в правой половине $\lambda r \frac{1}{2}$. Не просматривается стык между половинами $\lambda r \frac{1}{2}$, и не видно разницы в яркости этих половин. Если фиксация глаз стабильна, то нет их соперничества, мешающего наблюдению.

Здесь, я думаю, не может возникнуть вопрос о том, что одна половина $\lambda r \frac{1}{2}$ истинно бинокулярна, так как признаки мерцания воспринимаются в течение проведения сравнения. И все же различия в яркости между LR и $\lambda r \frac{1}{2}$ не отмечается, и две

латеральные половинны $\lambda \rho \frac{1}{2}$, сравниваемые друг с другом, кажутся одинаковой яркости.

Даже если бинокулярный образ в малой степени и превосходит по яркости свои монокулярные компоненты, то при соблюдении некоторых условий (*v. supra*, переменное расположение) он вызывает мерцание не большее или даже меньшее, чем они.

Поэтому мне представляется сомнительным объяснение незначительного превосходства яркости бинокулярного образа над его равными монокулярными компонентами как суммации интенсивностей реакций в соответствующих точках двух сетчаток. По измерениям Валернуса [52], это увеличение составляет $\frac{1}{16}$ яркости монокулярного образа. Согласно диаграмме Ауберта [17], оно составляет всего лишь $\frac{1}{30}$. Ауберт утверждает, что оно не

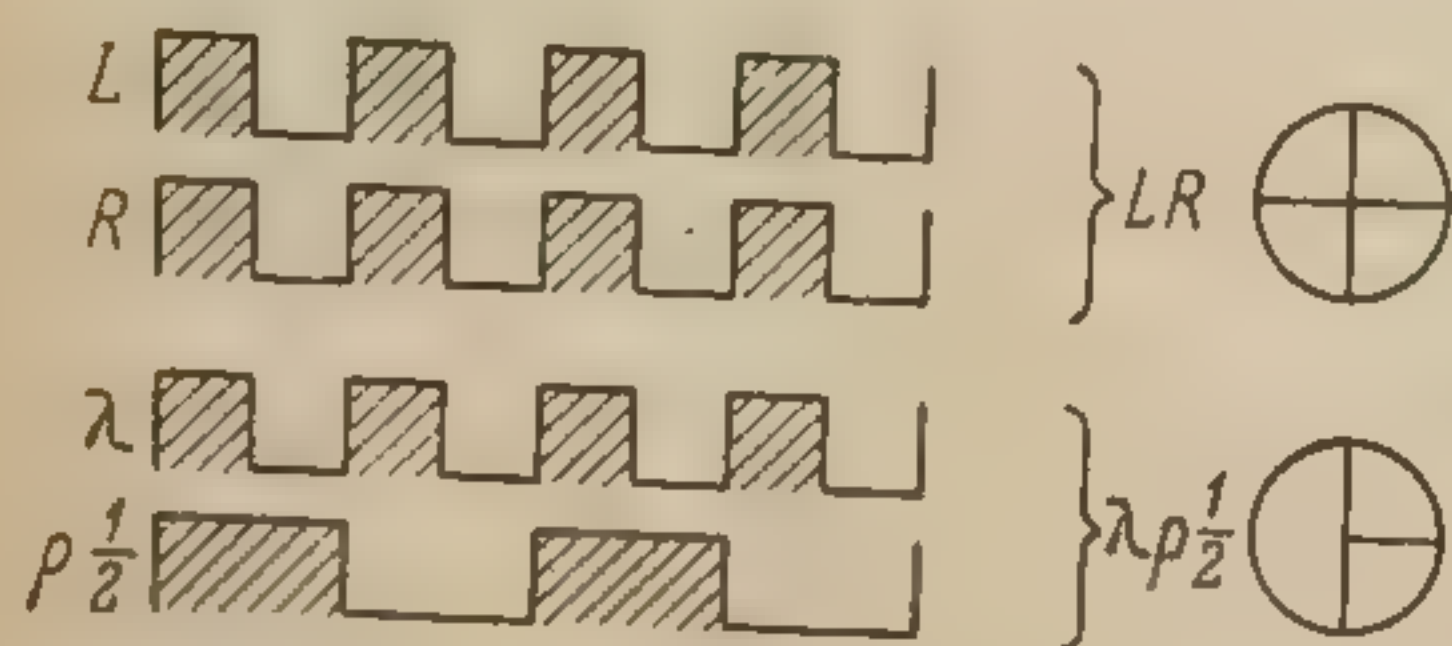


Рис. 84.

воспринимается при яркости, большей, чем та, которая сообщается белой бумагой при рассеянном дневном свете в закрытом помещении [65a].

В некоторых вариантах опытов монокулярный образ, взятый как стандарт для сравнения, и сам может обнаружить некоторое уменьшение яркости, вступая в незначительную ком-

бинацию с темными полями при их воздействии конкурирующим образом на соответствующие области сетчатки. Однако соперничество должно объяснить секрет такого влияния. Лучшее определение и большая живость восприятия детали, обусловленные лучшей аккомодацией и конвергенцией, при бинокулярном рассмотрении, может быть, дадут восприятие образа большей яркости. Однако это только предположения.

Я прихожу к выводу, что хотя бинокулярный образ при обычных интенсивностях освещения иногда и обладает незначительно большей зрительной яркостью, чем два одинаковых монокулярных образа, составляющих его, все же чаще он имеет яркость, которая заметно не отличается от яркости любого из двух взаиморавных монокулярных составляющих компонентов. Все это сводится тогда к общему правилу бинокулярной яркости, правилу, апробированному всеми опытами, которые я провел в отношении этой проблемы. Бинокулярная яркость при сравнении с ее монокулярными компонентами обладает величиной, не большей самой высокой величины компонентов и не меньшей самой низкой их величины. Когда на нее не влияют колебания при конкуренции, величина ее в незначитель-

ной мере превышает среднее арифметическое величин двух монокулярных компонентов, что доказывается измерениями физических раздражителей, их вызывающих.

Всевозможные комбинации, описанные в опытах 2—8, в условиях стабильности и отсутствия мерцания вызывали яркость образа, подтверждающую вышеизложенное правило. Ниже приводятся дополнительные примеры.

$\lambda=1000$	$\rho=250$	$\lambda\rho=680$
$\lambda=1000$	$\rho=350$	$\lambda\rho=750$
$\lambda=1000$	$\rho=550$	$\lambda\rho=835$
$\lambda=1000$	$\rho=750$	$\lambda\rho=920$
$\lambda=1000$	$\rho=1000$	$\lambda\rho=1000$

Однако я не экспериментировал с комбинациями, где физическая яркость света одного монокулярного элемента составляла менее $1/13$ физической яркости света другого. Именно в пределах этой величины Ауберт отметил понижение затемняющего эффекта более темного компонента. Фехнер отметил его в незначительно низших пределах. В моих собственных немногих наблюдениях ниже этой точки колебания конкуренции затрудняли решение вопроса. Наиболее удачные результаты явились лишь подтверждением парадокса Фехнера или же подпадали под вышеописанное общее правило. Геринг [34] предположил, что конкуренция в действительности имеет место даже между подобными правым и левым монокулярными образами. Он утверждает, что они реагируют согласно закону «взаимных вкладов», и предлагает теорию, объясняющую это явление в соответствии с данным законом. Однако данные моего опыта 9, вероятно, осложняют принятие подобной точки зрения.

Биокулярная комбинация менее яркого образа с более ярким дает зрительный образ меньшей яркости, чем последний (как и утверждает вышеприведенным законом). Но применение менее яркого физического образа к тому же глазу, на который действовал более яркий образ, дает зрительный образ с яркостью, большей любого из них.

Как было описано выше, стабильный образ, раздражающий область одной сетчатки, угнетает мерцание в мерцающем образе, одновременно действующем на соответствующую область другой сетчатки. Постоянный образ, влияющий на ту же область сетчатки, что и мерцающий, тоже уменьшает мерцание в последнем. Это безусловно происходит в соответствии с законом Вебера. Виды интерференции представляются невозможными для сравнения в этих двух случаях, и опыт показывает, что обе интерференции часто совершенно различны по величине.

Опыт 10 А. Биокулярное слияние R и L снимает мерцание при 65.5 фазы в секунду.

Физическое слияние R и L снимает мерцание при 59.4 фазы в секунду. Испытуемый Дж. К.

Биноккулярное слияние R и L снимает мерцание при 106.6 фазы в секунду.

Физическое слияние R и L снимает мерцание при 100.3 фазы в секунду.

R в отдельности снимает мерцание при 113.3 фазы в секунду. Испытуемый Р. С. У.

И, наконец, коснемся проблемы о доминирующих контурах. Факты, касающиеся ее и установленные многими учеными, находятся в ряду наиболее важных по отношению к различию между биноккулярным и монокулярным слиянием в зрительных реакциях. Я просто дам один пример, который представляется весьма показательным для рассматриваемого нами вопроса.

Опыт 11. Стабильный дисковидный немерцающий образ L раздражает левый глаз, причем поперек диска наносится узкая темная линия. Соответствующая область правого глаза раздражается образом R , одинаковым с первым по размеру и форме, но без темной линии. Если постепенно уменьшать яркость освещения L , то можно подойти к такой величине яркости освещения, при которой эта поперечная линия в биноклярном образе RL теряется или видна неясно, хотя она и заметна, когда рассматривается отдельно образ L (например, когда правый глаз закрыт). Это уменьшение яркости освещения L намного превосходит уменьшение, при котором его поперечная линия теряется, когда образ R одновременно подается на ту же область той же сетчатки, т. е. левой сетчатки. Таким образом, в опыте уменьшение яркости света в L , требуемое для исчезновения поперечной линии при физическом наложении R и L на одну и ту же сетчатку, составляло 84%, в то время как уменьшение яркости света в L , требуемое для исчезновения (или весьма значительной неопределенности) этой линии в биноклярном образе, составляло 96%.

Не только быстрота, но и характер исчезновения поперечной линии значительно отличались в этих двух случаях. При физическом накладывании по мере уменьшения яркости света в L эта линия становилась тоньше, бледнее и в конечном счете была неразличимой. При биноклярном слиянии эта темная линия то пропадала для восприятия, то вновь появлялась, и исчезновения преобладали по мере затемнения L . При уменьшении яркости света в L на 84% поперечная линия в биноклярном образе была стабильной, темной и резкой.

Нашей целью являлось получение информации относительно природы объединения монокулярных компонентов в некоторые простые биноккулярные ощущения. Вопрос этот касается природы связи между соответствующими точками сетчатки, причем под

«точкой сетчатки» подразумевается ретинально-церебральный аппарат, участвующий в получении ощущения в ответ на раздражение единой области ретинальной поверхности. Некоторые ученые предполагали, что ощущение, возникающее в результате раздражения соответствующих пунктов сетчатки, являлось следствием действия единого очага в поле зрения. И это считалось доказательством в пользу общности нервного аппарата, регулирующего работу парных пунктов сетчатки (Ньютон [5], Уолластон [12а], Рохаль [3], Мюллер [20]). Зрительный образ с соответствующих пунктов сетчатки был е д и н и ч н ы м.

Уолластон предполагал, что точки-близнецы связаны с одним и тем же нервным волокном, которое разветвляется в хиазме. Рохаль и Мюллер предполагали, что эти точки обслуживаются волокнами-близнецами «от одной и той же клетки ганглия в мозговом веществе». Позднее зрительное единство (пространственное слияние правого и левого впечатлений в единое восприятие) понималось как слияние нервных процессов, возникших соответственно в правой и левой сетчатках, в направлении к «единому общему центру или точке чувствования» (Ауберт [37]). В дальнейшем, когда было открыто, что волокна зрительного тракта от соответствующих половин сетчаток справа и слева направляются в зрительную область одного и того же полушария, это привело к концепции о существовании пространственно объединенного зрительного аппарата для обеих сетчаток (см. работы Рамон-и-Кахала, Шафера). Но понимание взаимодействия разных частей зрительного аппарата как результата чисто анатомических связей часто приводит к спорам. Если бы существовал такой общий механизм, расположенный в месте слияния двух конвергирующих систем в единое целое, и если бы фазы возбуждения происходили во времени так, чтобы импульсы из одной сетчатки поступали точно по времени для заполнения пауз между возбуждениями, передаваемыми с другой, то тогда это нашло бы отражение во временных отношениях вызываемого явления. Это состояние возбуждения могло бы поддерживаться в течение периодов между импульсами, что внешне могло бы выразиться в виде пауз.

Ретино-церебральный аппарат можно рассматривать как структуру соединенных и разветвляющихся нервных элементов, образующих систему, которая распространяется от ретинальной поверхности к коре мозга. Фигурально ее можно представить как дерево со стволом в сетчатке, древовидными разветвлениями, проникающими в мозг, где их отростки распространяются по широкому полю коры, переплетаясь там с другими отростками в церебральном лесу, образованном другими ответвлениями. Однако это сравнение не передает всей картины, так как в нервном лесу эти ответвления объединяются друг с другом в функциональное единство. Является ли слияние восприятия, свойственное парным соответствующим точкам, результатом тесного срастания их

нервных или нервно-фибриллярных разветвлений, превращающим их практически в одно переплетение общее для стволов-близнецов (правого и левого), которые своими корнями лежат в соответствующих ретинальных объединениях? И если это так, то насколько глубоко и тесно системы-близнецы срослись, придавая при этом структурную общность всем их суперструктурам?

Рассматривая цепь нервных элементов, приданных органу зрения, мы сделали общий вывод, что деятельности наиболее удаленных звеньев этой цепи не присущи психические проявления. Психические процессы, начинаясь от самых простых этапов и проходя в своем развитии через множество ступеней, были связаны с этой цепью таким образом, что с органом зрения при наиболее простых проявлениях можно связывать только наиболее отдаленные части цепи, в то время как при более сложных в дополнение к ним все в большей степени подключаются области головного мозга. Однако в определенных высших психических реакциях, например при чувственных восприятиях, вовлекаются реакции низшего апсихического характера и реакции с менее определенно выраженным психическим характером. Там, где ответвления зрительных нервов, отходящих от сетчаток, соединяются так, что активность низшего порядка одного ответвления через свои побочные связи может влиять на элементы более сложного порядка, наша попытка выяснения, какие реакции высшего порядка могут быть присущи только одному из двух ответвлений, будет безуспешной.

Апсихические и затрудняющие интроспекцию психофизиологические процессы в силу своей взаимосвязанности должны привести исследователя к неудаче при любой его попытке проследить конечный психический акт до одного из двух возможных истоков его возникновения, так как этот акт может зародиться в любом из них.

Если бы нервные реакции точек-близнецов двух сетчаток возникали в начальном звене ретино-церебральной нервной цепи и поступали в механизм, общий для обеих цепей, то в условиях переменного или синхронного расположения световых раздражителей справа налево (рис. 77) должны были бы проявиться интерференция и алегбраническая суммация, объединяющие явления, которые сами по себе хотя и были бы апсихическими, вызывали бы слияние реакций ощущений с двух глаз.

Результаты наших опытов показали, что положение вещей полностью отличается от вышешложенного. Это касалось случая, когда две мгновенные последовательные вспышки света подавались на одну из соответствующих точек, или когда одна падала на одну, а другая на вторую. Однако опыты показывают, что эффект, полученный в этих двух случаях, весьма различен. Закон Талбота неприменим для двух сетчаток, действующих совместно при бинокулярном зрении. Результаты опы-

тов опровер
ференции
явлениями
ках. Одна
чимые пр
говорят о
которые м
монокуляр
раздраже
то «гибри

Однако
могло бы
физиологи
не воспр
сравнива
ные о
с м а т р
т и в н о
бледная
ощущени
абсолютн
существу
Это было
образы л
с одина
объедине
лярная
наделени
генетиче

Не у
нии одн
расцени
как бин
ощущен
возможн
его ком
смысле
то тогда
ное мер
мерцани
стью X
причем
ветстви
ощущен
суммац
Биноку
чается

тов опровергают существование какого-либо слияния или интерференции между физиологическими или даже субперцепционными явлениями, возникающими в соответствующих ретинальных точках. Однако в редчайших случаях они указывают на едва различимые признаки такой интерференции (опыт 1). Наоборот, опыты говорят о том, что такие простые формы бинокулярной перцепции, которые мы изучали, сами являются слияниями, полученными от монокулярных ощущений. Ввиду того что конечные результаты раздражений светом справа и слева получались в чистом виде, то «гибридизация» не изменяла начальные стадии их восприятия.

Однако различие в способах раздражения глаз справа и слева могло бы иметь значительное влияние, если бы правый и левый физиологические механизмы объединялись бы. И все-таки субъект не воспринимает различия, когда раздражение справа и слева сравниваются им друг с другом. Мерцающие зрительные образы правого и левого глаз, рассматриваемые в отдельности, субъективно не различаются (исключение представляет бледная поперечная линия, подаваемая для опознавания). Если ощущения, получаемые соответственно от правого и левого глаз, абсолютно одинаковы для самонаблюдения, то какие же тогда существуют основания для их взаимной интерференции? Это было бы очень похоже на то, как если бы правые и левые образы лампы рассматривались бы одним из двух испытуемых с одинаковым зрением, а сознания этих испытуемых были бы объединены в одно сознание. Уместно напомнить, что бинокулярная унификация образов в том виде, в каком мы ею сейчас наделены, является сравнительно недавним достижением филогенетической эволюции.

Не удивительно, что закон Тальбота не имеет силы в отношении одной сетчатки, когда результат деятельности двух сетчаток расценивается подобным образом. Этот закон несправедлив, так как бинокулярное ощущение есть слияние двух монокулярных ощущений, и от любой пары одинаковых ощущений не возможно получить результирующее ощущение, отличное от его компонентов. Если бы закон Тальбота в вышеупомянутом смысле был бы справедлив в отношении бинокулярной сетчатки, то тогда при расположении переменного слева направо (симметричного мерцания) и при частоте перерывов, слишком высокой для мерцания, из образа L с яркостью X и образа R с той же яркостью X появлялся бы составной образ LR с яркостью $X + X$, причем величина суммированной яркости находилась бы в соответствии с законом Вебера—Фехнера о суммации интенсивностей ощущений. Однако, как было показано выше, не только такая суммация, но и вообще что-либо близкое к ней, не имеет места. Бинокулярный результат в большинстве случаев заметно не отличается от своих двух одинаковых компонентов.

И все же опыты с монокулярными компонентами, мерцающими неодинаково, и с мерцающими компонентами, подающимися одновременно со стабильными компонентами, свидетельствуют (в противовес другим опытам) о существовании интерференции между двумя глазами. Это можно расценивать как результат общности физиологических механизмов, приданных парным соответствующим точкам сетчатки. Однако иные опыты отрицают наличие такой общности. Только что приведенное объяснение отсутствия интерференции в одних опытах будет являться объяснением интерференции в данных опытах. Из двух компонентов, воспринимаемых различно, получается обобщенное ощущение, которое является промежуточным от качеств этих двух компонентов, взятых в отдельности. Если различие восприятия мерцания между компонентами было широко, то слияние восприятий подвержено фазовым колебаниям доминирования то одного, то другого компонента. Там, где различие мерцания значительно, такое соперничество между правым и левым компонентами в действительности явление нередкое. В фокусе внимания может быть только один компонент, находящийся на высшей точке своей фазы, причем другой вытесняется из фокусного внимания или вообще из сознательного зрения. Следует вывод, что интерференция между реакциями двух глаз имеет место лишь тогда, когда ощущения с правой и левой соответствующих точек получили достаточное развитие и достигли такой степени значимости и определенности, что стали вполне доступны для интроспекции. Бинокулярное ощущение, вероятно, является сочетанием правого и левого монокулярного ощущений, полученных независимо.

В соответствии с этой точкой зрения находятся результаты опытов, полученные в подтверждение правила, касающегося отношения бинокулярной яркости к монокулярной. И далее, различие между результатом ощущения суперпозиции двух одинаковых образов на одной и той же области одной сетчатки и на областях-близнецах двух сетчаток вряд ли могло бы быть так уж велико, как оно есть, если бы физиологические или субперцепционные реакции, подчеркивающие яркость, объединялись или интерферировали в двух сетчатках. Бинокулярная комбинация, вероятно, есть синтез ощущения с левого глаза с ощущением с правого глаза. Подобным же образом объяснимы преимущество контуров в бинокулярном зрении и явление ретинальной конкуренции, когда каждый член пары соответствующих точек сетчаток дает реальное ощущение, которое, если оно не очень отличается от реального ощущения с точек-близнецов, сливается с ним в бинокулярное ощущение. При ретинальной конкуренции мы сталкиваемся

с цево-
кулярн
наблюд
ставляя

Пр
ментов
Мак-Ду
кальны
результ
показы
бужден
рассеян
В боле
ощущен
и это п
зом, чт
влияни
тракта
в соотв
в самой
ведении
о разде
вызван

Объ
ляются
друга,
бины (
ных зр
более п
В нан
чались
потом
ственн
соглас
и в не
касаетс
ведение
куляр
ностей

Та
что
ния
лярн
раз

с невольным анализом этого бикомпаунда¹ ощущения. Бинокулярная перцепция в этом случае распадается, открывая для ставляющих ощущений.

Применяя свой принцип борьбы однородных нервных элементов к ретинальной конкуренции и преимуществу контуров, Мак-Дугалл [297] оспаривает раздельность зрительных кортикальных областей для двух глаз. В доказательство он приводит результаты весьма убедительных опытов. В одном из них он [223] показывает, что последовательный образ, оставшийся после возбуждения сетчатки, легче восстанавливается последующим слабым рассеянным светом на сетчатке, нежели раздражением ее близнеца. В более поздних опытах, доказывающих усиление зрительных ощущений деятельностью глазных мышц, он [261a] показывает, и это подтверждается наблюдениями над последовательным образом, что активность внутренних мышц глаза вызывает в мозге влияние, усиливающее активность церебрально-ретинального тракта этого глаза, и в то же время она не создает такого эффекта в соответствующем тракте другого глаза или создает его только в самой незначительной степени. Результаты наших опытов, проведенных в иных условиях, вполне совпадают с этим положением о раздельности механизмов, в которых продуцируются ощущения, вызванные в двух сетчатках.

Объединение правого и левого образов, которые хотя и не являются идентичными, но и не отличаются значительно друг от друга, есть основа зрительного относительного восприятия глубины (Панум, Геринг). Вероятно, объединение частично различных зрительных образов (мерцающего и немерцающего) является более простым случаем той же категории синтетических действий. В наших опытах с мерцанием зрительные компоненты не различались в отношении пространственных свойств, и их комбинация поэтому не обладает способностью дифференцировать пространственные отношения. Однако синтез в каждом случае способствует согласованию между компонентами в отношении этого свойства, и в нем они могут быть различны. В опытах с мерцанием это касается ощущения постоянной яркости. Согласно правилу, приведенному выше, то же самое происходит и в отношении бинокулярной комбинации стабильной яркости различных интенсивностей.

Таким образом, наши опыты показывают, что во время бинокулярного рассматривания предметного образа каждый монокулярный механизм независимо создает образ ощущения значительной завершен-

¹ Бикомпаунд — удвоенный комплекс. (Прим. перев., - О. J.).

ности. Единство биноккулярной перцепции происходит из объединения этих полученных монокулярных ощущений. И так, это единство является продуктом синтеза, который протекает одновременно с уже полученными ощущениями.

Этим способом показано, что церебральные очаги возникновения зрительных образов правого и левого глаза разделены. Несомненно, соединительные пути связывают их, но, как указывается, они не являются необходимыми для зрительной унификации двух образов. Унификация ощущения сложного источника, очевидно, связана с нервной структурой, отличной от той, которая наблюдается при синтезе рефлекторных движений с помощью конвергенции рефлексов с аллирированных дуг на общих конечных путях.

Вероятно, здесь мы имеем дело с одновременностью, которая сама по себе достаточна для синтеза ощущений без какого-либо пространственного слияния вовлеченных нервных процессов или механизмов, например без объединения разных центров в единый аппарат. Как было упомянуто выше, опыты Мак-Дугалла с последовательными образами приводят к такому же заключению. Разработка теории соответствий между точками сетчатки в случаях косоглазия (Чермак) подкрепляет ту же точку зрения. Мак-Дугалл хорошо суммировал ее, однако, она не является общепринятой среди физиологов или психологов. Цион [242а] пишет: «Уже физиологическое слияние обоих образов сетчатки нас подготавливает к тому представлению, что возбуждения, которые возникают на левых половинах обеих сетчаток, в состоянии благодаря частичному перекресту зрительных путей поступать вместе в правое полушарие большого мозга и наоборот». Таково же было мнение Мюллера и Ауберта, которое получило подтверждение в работах нейрогистолога Рамон-и-Кахаля.

Результаты опытов имеют силу и при продуцировании более сложных состояний и реакций ощущений, чем были приведены в примерах выше. Хартман (ссылка из работы Мак-Дугалла) пишет: «Сознание двух половин моего мозга объединяется только благодаря тому, что одна часть его имеет прямую связь с другой. Если бы мы могли соединить мозг двух людей линией связи, эквивалентной церебральным волокнам, то оба тогда имели бы не два, а одно сознание». Невозможно отрицать чрезвычайную важность и большое практическое значение пространственного объединения церебральных элементов при помощи соединительных каналов в реакциях ощущения и восприятия. И все же я не могу не думать, что неограниченное постулирование ведет не столько к объяснению высокой степени единства одного мозга, сколько к забуждению, которое проф. Джеймс колко охарактеризовал термином «епископальная клетка». Объединение восприятия

раздражений во времени без необходимого церебрального объединения в пространстве лежит в основе решения проблемы единства мозга.

В силу того что конвергенция проводников с соответствующих половин сетчаток к одному и тому же полю головного мозга не означает физиологического объединения правого и левого отпечатков ощущения, можем ли мы вообще решить, чем оно является? Сделать это не представляется сложным, причем тогда проявляется удивительное различие пространственного объединения проводящих путей при моторном синтезе и при психическом. У животных в условиях перекрывающихся зрительных полей взаимосвязь боковых движений глазного яблока отличается от обычных отношений при движениях унилатерально расположенного органа, например конечности. Особенно ярко это проявляется в случае, когда перекрытие зрительных полей имеет большую площадь, например когда зрительные оси параллельны.

Горизонтальные движения каждого глазного яблока в состоянии покоя сбалансированы по отношению к зрительной оси, т. е. в случае человека — прямо вперед. Как показано опытом с интроспекцией, эта линия в смысле ощущения находится в медианной саггитальной плоскости головы (Геринг). Поэтому к объединенному глазу человеческого бинокулярного зрения был применен термин «циклопический». Обнаружив, что медианная вертикальная плоскость зрения глазного яблока в состоянии покоя находится в соответствии с медианной саггитальной плоскостью тела, мы можем прийти к заключению, что двигательные рефлексy в отношении глазного яблока действуют согласно этому положению. Иначе появилась бы несогласованность между рефлексами и ощущениями. Поэтому при анализе смещений боковых движений двух глазных яблок мы должны мысленно переводить каждое яблоко с его собственной действительной саггитальной плоскости на медианную саггитальную плоскость головы, которая в состоянии покоя соответствует саггитальной медианной плоскости всего животного.

Отсюда следует, что каждая боковая мышца глазного яблока приводится по отношению к медианной плоскости тела в такое же положение, что и конечность с одной стороны тела. Таким образом, внешняя прямая мышца правого глазного яблока обладает тем же латеральным отношением к оси тела, как и правая рука. Внутренняя прямая мышца левого глазного яблока обладает тем же латеральным отношением к оси тела как и правая рука. Итак, общей конструкцией, очевидной для головного мозга, является то, что левое полушарие ответственно за движения мышц, лежащих справа от оси тела и наоборот. В соответствии с этим находится тот вывод, что у животных с накладывающимися зрительными полями горизонтальное смещение глаз в одну сторону должно для обоих глазных яблок быть представлено в одном и том же полушарии. И в действительности центры, регулирующие

сопряженное движение двух глазных яблок, находясь в каждом полушарии.

Если мы будем рассматривать (а опыты показали, что такое рассмотрение возможно) медианные саггитальные плоскости обеих глазных яблок в качестве плоскостей, идентичных плоскости оси головы, то они идентичны и друг к другу. Тогда схема кортикального представительства может быть следующей: точка правой сетчатки и ее двойник в левой при возбуждении области *fovea centralis* требуют одинакового движения обоих глазных яблок для фиксации предмета, за исключением случая конвергенции (например, когда глядят пристально). Очевидно, что пути от зрительной коры каждой стороны к мышцам глазных яблок связаны, таким образом, как с правой, так и с левой точками-близнецами, т. е. это — о б щ и й п у т ь. Это слияние первых путей от двух сетчаток в направлении к одному и тому же кортикальному полю, хотя и не объединяет их ретинальные впечатления, но дает им доступ к общему эффекторному пути, который оба они должны использовать.²

В начале каждого общего пути, как было показано выше, находится координирующий механизм. Этот общий путь с его двойником на другой стороне в свою очередь прямо или косвенно подходит к моторным нейронам, которые являются общим конечным путем для латеральных мышц глаза. Таким образом, мы должны видоизменить схему, предложенную Рамон-и-Кахалом, дополнив ее конвергирующими путями к исполнительным нейронам и лишив тем самым гипотетической силы чувственного «*Deus ex machina*» соответствующий кортикальный центр. Здесь мы сталкиваемся с еще одним примером конвергенции афферентных путей, ведущей к моторному синтезу, а не к синтезу ощущений. При рассмотрении этих явлений разрыв между ощущениями и движениями увеличивается еще больше, чем допускалось в предположениях, подсказанных вышеописанными опытами с мерцанием.

Таким образом, мы получаем предостережение по поводу поспешного вывода о том, что нервные механизмы, которые синтезируют рефлекторные движения, действуют подобно тем механизмам, которые участвуют при слиянии ощущений. Однако это не умаляет широкого практического значения изучения нервной системы в отношении двигательных реакций.

Вывод состоит в том, что при разрешении проблемы мышечного напряжения можно использовать результаты, полученные при анализе ощущений. Этот практический вывод ни в коей мере не влечет за собой доктринерское отношение к гипотезе психофизического параллелизма. Он может находиться вне всякой связи с ним. Вывод отмечает подобие нервных реакций мы-

² Мотт полагая, что эту конвергенцию путей следует считать моторной, а не сенсорной (Trans. Ophthalm. Soc. vol. 25, p. CII, 1905).

шечных и
ощущений
ное подоб
ботах мог
дающихся
точку зр
раздельны
ливалась
класса явл
важным с
лений, на
жением к
в отноше
психологи
различных
ров рефле
не только
последую
подкрепля
(Мак-Дуга
ноги подк
ноги (экст
подтвержд
ной иррад
мины реф
с последов
имеют мес
рефлектор
метам на
зывают оп
Рецепторы
какой-либ
с нее разд
отношение
жество, н
в предыду
логия и п
исследован
мендуют н
для них об
результ
ранее. По
торых
сторон.
одно с
явления

шечных и других эффекторных органов и психологических ощущений. Из него вытекает такое тесное и фундаментальное подобие, что его достаточно, чтобы ученые в своих работах могли использовать оба класса этих явлений. Ряд выдающихся исследователей, с другой стороны, отстаивают ту точку зрения, что изучение этих двух классов должно быть раздельным. Справедливо то, что запутанность проблемы обуславливалась слишком свободным применением терминов одного класса явлений к другому. Но безразличное отношение ко многим важным сходным чертам, которые общи для обоих классов явлений, на мой взгляд, окажется неоправданным пренебрежением к одному из лучших способов получить новые данные в отношении этих явлений. Мы были свидетелями того, насколько психологические данные оказались полезными при классификации различных видов рецепторов, оцениваемых в качестве инициаторов рефлексов. Затем разряд нервной дуги находит свое отражение не только в рефлекторном движении, но и, например, в зрительном последующем образе. Центральные импульсы с мышц глаза подкрепляют зрительные (например, экстероцептивные) ощущения (Мак-Дугалл), точно так же как центральные импульсы с мышц ноги подкрепляют рефлекторное движение, вызванное с кожи ноги (экстероцептор). Непосредственная спинальная индукция, подтверждаемая рефлексом, имеет двойника в явлении зрительной иррадиации. Зрительный контраст, если его перевести в термины рефлекторного сокращения, обладает большим сходством с последовательной спинальной индукцией. Черты утомляемости имеют место в обоих явлениях. Рецепторы, которые вызывают рефлекторные движения, адаптированные по отношению к предметам на расстоянии, выступая в качестве органов чувств, вызывают ощущения, проецируемые на окружающее пространство. Рецепторы, которые вызывают рефлекторные движения, полезные какой-либо точке поверхности самого тела, например устранение с нее раздражения, выступая в качестве органов чувств, имеют отношение к этой точке. Примеров этому можно привести много, но мы уже достаточно серьезно занимались этим в предыдущих лекциях. Следует практический вывод, что физиология и психология, вместо того чтобы разделять пути своих исследований, более строго, чем в настоящее время, как рекомендуют некоторые ученые, наоборот, должны прийти к тому, что для них обеих будет полезно уделять более пристальное внимание результатам каждой дисциплины, чем это обычно делалось ранее.

Помимо этого сходства во временных соотношениях и в некоторых других чертах между физиологическими и психическими сторонами нервной деятельности, для биолога существует еще одно связующее звено между психическим и физиологическим явлениями.

Физиологу, изучающему чистые рефлексy, лишенные психического сопровождения даже в той степени, в какой его выявляет самонаблюдение, тем не менее присущ интерес к психическим явлениям. Это особенно четко проявляется, если исследуются реакции животных в эволюционном плане от высших форм к низшим, а не в обратном порядке. В этом случае мы отличаем психические явления только при помощи интроспекции, причем явления, обнаруженные таким образом, тем легче можно отнести к другим животным, чем больше они сходны с нами и стоят в ряду, близком к человеку.

Чистые рефлексy в высшей степени адаптированы к определенным задачам. Они являются реакциями, давно уже зарекомендовавшими себя полезными для рода, которого живым воплощением есть сама существующая индивидуальность. Подвергаясь совершенствованию в течение многих веков, они за это время приобрели такую стабильность, определенность и безотказность, рядом с которыми стабильность и эффективность наиболее устоявшейся привычки, приобретенной за время жизни индивида, кажутся, очевидно, незначительными. Но их фатальность напоминает фатальность машины. Эта их черта становится очевидной, когда нервные дуги, проводящие их, отделяются, например, путем отсечения спинного мозга от высших центров нервной системы.

Правда, они могут контролироваться посредством столкновения с другими рефлексами, в такой же мере унаследованными и так же фатально действенными, как и они сами (лекции 5 и 6). Сознание, в обычном понимании этого термина, не имеет отношения к этим древним неизменяющимся инстинктивным рефлексам. Субъект, выступая в качестве действующего агента, не управляет ими и не может интроспектировать их.

И все же ясно, что эти рефлексy находятся под управлением, особенно у высших животных. Их врожденная фатальность контролируется высшими центрами, если только их нервные дуги не оторваны от связей с этими центрами. Иными словами, реакции рефлекторных дуг управляются механизмами, деятельность которых связана с сознанием. Этими высшими центрами тот или иной рефлекс может быть остановлен, запущен или модифицирован в его реакции с таким разнообразием и с очевидной независимостью от внешних раздражителей, что будет наивным прийти к заключению о существовании самопроизвольного внутреннего процесса, именуемого волей. Момент возникновения этого действия не является для нас предметом рассмотрения. Место его возникновения, вероятно, соответствует месту возникновения процессов на уровне восприятия. Для физиологии существует настоятельная необходимость выяснить, как действует это управление (волевое управление), т. е. как оно внедряется и заставляет ощущать свое влияние на действие рефлекторного

аппарата. Как подавляются кашель, закрывание глаз или стремление улыбнуться? Каким образом конвергенция глазных яблок, врожденно связанная со зрительной фиксацией близкого объекта, возникает произвольно без фиксации глаза на объект? Или каким образом врожденный ритм дыхания произвольно изменяется с тем, чтобы отвечать меняющимся требованиям при воспроизведении звуков?

Ни одно исследование интегративной деятельности нервной системы не будет полным даже в общих чертах, если оставить без внимания это управление. Рефлексы, которые в обычных условиях находятся вне пределов этого управления, путем тренировки могут стать подчиненными ему. Как было доказано, актер по своему желанию может плакать, краснеть или бледнеть. В некоторых случаях отмечалась способность произвольно замедлять ритм сердца или подавлять рефлекс глотания, когда он уже выявился в виде сокращения мышц глотки. Произвольное движение иногда безусловно может становиться произвольным и, наоборот, произвольные движения можно иногда подчинять воле. От такого подчинения всего лишь один шаг до приобретения координаций, которые проявляют себя как вновь обретенные индивидом движения.

Управляющие центры могут отбирать из природной моторной реакции некоторую одну ее часть с тем, чтобы выделить ее как новое отдельное движение, которое при помощи усиления может превратиться в отработанный адаптированный акт, дополняющий способности индивида. В безымянном пальце врожденная двигательная координация вызывает разгибание этого пальца только вместе с пальцами по обеим его сторонам. Однако мы очень быстро можем научиться поднимать безымянный палец отдельно от других. Подобным же образом мы можем добиться способности приводить в движение ту часть тела, которая ни рефлекторно, ни в каком-либо другом отношении, казалось бы, не подпадает под влияние произвольной иннервации, если в ней, конечно, имеется двигательный нерв и мышца, в которых эта иннервация может осуществляться. Таким образом, мы можем научиться оттягивать ушную раковину. Вначале это движение сопровождается другими движениями мышц лица, но при последующей практике его можно довести до самостоятельного выполнения без других движений мышц лица. Итак, индивидом была выработана новая реакция и координация.

Этот переход от рефлекторного действия к действию произвольному происходит без резкого скачка. Индивидуальная выработка моторной координации подтверждается теми случаями, при которых короткие простые рефлекторные или не рефлекторные движения путем произвольной практики со временем объединяются в новую последовательность действий и становятся привычными в том смысле, что хотя ими и можно управлять, тем не менее

они уже больше не требуют концентрации внимания при выполнении их. Когда я пишу, мой мозг не занят тем, как мои пальцы выписывают буквы; мое внимание сосредоточено только на той мысли, которая выражается словами. Однако был момент, когда выписывание буквы за буквой занимало все мое внимание.

Произвольное управление рефлексам является вопросом координации, который мы не разбирали подробно в предыдущих лекциях. Действительно, анализ его до сих пор не проводился с должной глубиной. Можно допустить, что процессы, которые были описаны в лекциях 5 и 6 при одновременной и последовательной комбинации рефлексов, должны в какой-то мере протекать и при этом управлении. Мы видели, что рефлекс изменяют друг друга и что сложные реакции состояются из более простых и ограниченных. В свете наших взглядов на природу доминантности головного мозга (лекция 9) представляется до некоторой степени возможным применить те же закономерности и в данном случае.

Значительным представляется то обстоятельство, что хотя рефлекс очень часто является подсознательным, все же сознание свойственно центрам, выполняющим это управление. Биолог проф. Ллойд Морган настаивает на том, что «основным назначением, объектом и целью сознания является управление. Сознание в простом автомате есть бесполезный и ненужный эпифеномен».³ Несколько сходная мысль уже вскользь высказывалась нами в предыдущей лекции (лекция 9). На факт сопровождения рефлекса болью или удовольствием мы часто ссылались именно в этом плане. Очевидно, что если мы будем изучать процесс, с помощью которого в нас самих достигается это управление над рефлекторным действием, то психические факторы приобретут огромное значение, и они больше будут изучены, нежели чисто физиологические процессы, привлекаемые к участию в выработке управления. Поэтому психологические наблюдения по этому вопросу более обширны, чем физиологические. Обнаружено, что кинетические ощущения движения, которые нужно приобрести или которыми нужно управлять, хотя и помогают, но все-таки являются менее важными по сравнению с характерными ощущениями от того органа, который находится в состоянии покоя. Именно они при палочной способности фокусировать на себя внимание оказались в ряде случаев наиболее необходимым условием для приобретения управления. У обезьяны произвольное управление конечностью в большей мере утрачивается, когда ее лапе придается состояние вялости [157].

Из этого вытекает заключение, касающееся биологии. Мы допустили, что развитие органа, которому присуще психическое начало, а именно головного мозга, и особенно у высших поз-

³ «Введение в сравнительную физиологию», стр. 182 (Лондон, 1894).

воночных развитие его полушарий, обеспечивает надежный эталон в пределах диапазона эволюции животных. Иными словами, признание этого положения будет означать признание того, что развитие этого органа в общем создает наилучший критерий успеха той или иной животной формы в борьбе, которая лежит в основе эволюции животных. Этот орган — головной мозг, как мы только что видели, является органом нервного управления, а оно направлено в основном на совершенствование и тех, которые являются наследием от предков. Способ, с помощью которого мы приобретаем новое целенаправленное движение, средства, с помощью которых мы получаем большую точность и скорость при работе с инструментом или меткость при использовании оружия, — все это качества, приобретенные в процессе обучения, при котором нервные органы управления модифицируют деятельность рефлекторных центров, причем они и сами уже доведены до совершенства для выполнения других действий, родственных новым. Процесс нашего обучения сопровождается работой сознания. Первые органы управления формируют особое приспособление для адаптации и приспособляемости реакций с тем, чтобы они в большей мере отвечали тем требованиям, которые могут оказаться новыми. Таким образом, приобретаются новые адаптации, от которых индивид может получить большую пользу.

Чем более сложен организм, тем больше точек соприкосновения с окружающей средой он имеет и тем чаще ему необходима способность приспособляться в среде с изменяющимися взаимоотношениями. Первые органы управления, являясь органами адаптации, будут играть все более важную роль по мере восхождения по ступеням эволюции животных в направлении ее высшего вида — человека. И эти органы, которые обеспечивают действию рефлекторного аппарата приспособляемость, сами, очевидно, оказываются в ряду наиболее пластичных в организме (вероятно, в силу их постоянной относительной новизны). В человеке и виде, близком к нему, эти органы наиболее развиты, и их механизмы церебральны. Эти церебральные органы представляют собой наиболее точный критерий успеха эволюции. В высших типах животных именно церебральная функция наилучшим образом осуществляет эту модификацию старой реакции и развитие новой реакции, что и совершенствует адаптацию индивида к окружающей среде.

Относительно высокое развитие мозга у человека для индивидуального приспособления отдельных реакций превращает его в наиболее высокоразвитое животное на земле в данную эпоху. Несомненно, у человека, каким он предстает в настоящее время, наибольшая часть этой приспособляемости реакций попала в разряд умственной деятельности. Разум помогает индивиду с пользой предугадывать будущие события и действовать наилучшим образом в соответствии с ними, опираясь на опыт

прошлого (память). Однако просто опыт, помимо разума, может формировать реакции до достижения ими степени пластичности. Рефлекс проторения демонстрирует эту способность на самой ее начальной стадии.

На низших стадиях нервной деятельности, тех, которые были рассмотрены в данных лекциях, простейшие сенсорно-моторные навыки, очевидно, имеют большее значение, чем разум при приобретении новых моторных координаций. Конечно, направляя свои усилия, разум отвечает за выбор поля деятельности моторных навыков. Однако общеизвестно, что устные наставления или мысли без подкрепления их моторными навыками являются неэффективными в качестве средств получения новой моторной корреляции. Безусловно, невозможно научиться бегать на коньках или играть в крокет при помощи наблюдений и размышлений. Здесь самые простые сенсорно-моторные навыки намного важнее, чем любые умственные заключения. Отсюда, обучение новому целенаправленному маневру должно быть *ad hoc*, и не должно являться обучением какой-либо другой моторной координации, за исключением общеизвестных случаев взаимовлияния при тренировке симметричных частей тела. И все же в высших типах животных связь целенаправленных движений с так называемой моторной областью коры головного мозга и дефектность их, вызываемая нарушениями в этой области, подтверждают вывод о том, что опыт, связанный с обучением, хотя и не имеет касательства к разуму, тем не менее соотносится с головным мозгом. К тому же заключению подводит факт компенсаторной деятельности мозга в отношении к дефектам координации после нарушений в области полушарий или лабиринта. Кроме того, мы должны помнить, что хотя простейшие формы сенсорно-моторного опыта и влияют на многие факторы при овладении новым движением, они все же являются процессами перцепционными, а у человека — умственными, которые вызывают, поддерживают и направляют усилие для приобретения нового акта.

Таким образом, с биологической точки зрения, мы расцениваем головной мозг, и особенно кору мозга, как самое молодое и высшее проявление нервного механизма, который можно охарактеризовать как орган, в котором возникает и проводится адаптация нервных реакций. Головной мозг, функционирующий на основе дистантной рецепции и ведающий выполнением реакций, которые в какой-то момент становятся реакциями предваряющими, является органом, обладающим способностью предвосхищать ощущения и психологическими возможностями, вытекающими из этого преимущества; органом, который *par excellence* служит для приспособляемости и совершенствования нервных реакций животного как единого целого, с тем чтобы улучшить и расширить их соответствие и преимущества в отношениях к окружающей среде. Эти элементы при-

способливаемости, хотя и не передаются потомству полностью, у высших животных все же представляют наиболее существенное внутреннее условие, дающее возможность виду поддерживать и расширять господство над окружающей средой, в которой он существует. Известная доля этого господства наследуется от предков, и на этом основывается врожденный залог успеха в борьбе за существование.

Однако детали факторов и элементов этой борьбы изменяются по мере развития истории земли. Животное должно частично изменяться, для того чтобы удерживать свои позиции в борьбе. Только путем постоянного изменения врожденных способностей в плане их соответствия настоящему моменту животного, если оно преуспеет в этом, может прийти к тому, что предназначено ему в качестве цели его существования — к расширению его превосходства над окружающей средой. Для достижения такой победы лучшим оружием является головной мозг. Таким образом, главные усилия биологии должны быть безоговорочно направлены именно на изучение головного мозга, его физиологических и психологических атрибутов.

БИБЛИОГРАФИЯ

- [1] Descartes R. 1648. Passions de l'âme. Paris.
- [2] Descartes R. 1662. De Homine (ed. by Schuyt). Leyden.
- [3] Rohault. 1671. Traité de physique, part I. Paris.
- [4] Descartes R. 1677. De Homine (ed. by de la Forge). Amsterdam.
- [5] Newton I. 1704. Opticks. Prop. 112.
- [6] Haller A., von. 1752. De partibus corporis humani sentientibus et nonsentientibus. Göttingen.
- [6a] Spallanzani. 1768. Sopra la riproduzione. Modena.
- [7] Smith-Kästner. 1775. Lehrbegriffd. Optik.
- [8] Harris. 1775. Optick. London.
- [9] Bichat. 1805. Rech. physiol. sur la vie et la mort, III. Paris.
- [10] Bell C. 1811. A new idea of the anatomy of the brain. London.
- [11] Magenidie. 1822. J. Physiol. Exp.
- [12] Bell C. 1823. Philos. Trans. Roy. Soc. London.
- [12a] Wollaston. 1824. Philos. Trans. Roy. Soc. London.
- [12b] Herbart. 1825. Psychologie als Wissenschaft. Königsberg.
- [13] Bell C. 1829. Anatomy and physiology of the human body, by J. and C. Bell (7th ed., corrected by C. Bell). The passage referred to appears as a footnote, p. 110.
- [14] Talbot. 1834. Phil. Mag., III (5), p. 327.
- [15] Plateau J. 1835. Poggend Ann., XXXV, p. 457.
- [16] Gräinger. 1837. On the structure of the spinal cord. London.
- [17] Volkmann. 1838. Müllers Arch., p. 87.
- [18] Volkmann. 1842. Müllers Arch., p. 372.
- [19] Flourens. 1842. Recherches expérimentale sur la fonction du système nerveux. Paris.
- [20] Müller J. 1843. Elements of physiology (transl. by Baly). London.
- [21] Weber E. H. and Ed. 1846. Omodei annali univers. di med., CXVI, 225.
- [22] Traube J. 1847. Med. Zeitung Vereins Heilk. v.
- [23] Marshall Hall. 1850. Synopsis of the diastaltic nervous system. London.
- [24] Pflüger Ed. 1853. Die sensor. Funkt. Rückenm. Berlin.
- [25] Harless. 1858. Abh. Baeyr. Akad. Phys., XXXI.
- [26] Fechner. 1860. Abh. Akad. Wiss. Leipzig, VII, 423.
- [27] Rosenthal J. 1861. C. R. Acad. Sci. Paris, I, 754.
- [28] Rosenthal J. 1861. Untersuch. Naturl. Mensch. Tiere, VIII, 312.
- [29] Broca P. 1861. Bull. Soc. Anat. Paris.
- [30] Rosenthal J. 1862. Die Atembeweg. u. ihre Bezieh. z. nerve. Vagus. Berlin.
- [31] Setschenow J. 1863. Physiol. Studien ü. d. Hemmungsmech. f. d. Reflexthät. d. Rückenm. u. Gehirn. d. Frosch. Berlin.
- [32] Setschenow J. 1863. Ann. Sci. Nat., XIX, 109.
- [33] Setschenow J. 1864. Z. rat. Med., XXIII, № 6.

- [34] Hering E. 1864. Beitr. Physiol. Heft. V, 310. Leipzig.
- [35] Hughlings Jackson. 1864. Lond. Hosp. Rep., I, 459.
- [36] Cayrade. 1864. Les mouvements reflexes. Paris.
- [37] Aubert. 1865. Physiol. Netzhaut, p. 287. Breslau.
- [38] Setschenow J. 1865. Z. rat. Med., XXVI, 292.
- [39] v. Cyon. 1865. Ber. Sächs. Ges. (Acad.) Wiss. Leipzig.
- [40] Goltz F. 1865. Centralbl. med. Wiss., p. 705.
- [41] v. Cyon. 1866. Ludwigs Arbeiten. Leipzig.
- [42] Von Bezold und Uspensky. 1867. Centralbl. med. Wiss., p. 611.
- [43] Hering E. 1868. Die Selbststeuerung d. Athmung durch d. Nervus Vagus. S. B. Akad. Wiss. Wien, LVII, 2.
- [44] Breuer J. 1868. S. B. Akad. Wiss. Wien, LVIII, 2.
- [45] Goltz F. 1869. Beiträge z. Lehre v. d. Funkt. d. Nervencentra d. Frosches. Berlin.
- [46] Bastian C. 1869. J. Ment. Sci. London.
- [47] Fritsch and Hitzig E. 1870. Arch. Physiol., p. 300.
- [48] Nothnagel. 1870. Virchows Arch., XLIX, 267.
- [48a] Hering E. 1872—4. S. B. Akad. Wiss. Wien, LXVI—LXX, Abt. III.
- [49] Duchenne G. B. A. 1872. L'électrisation localisée. Paris.
- [50] Darwin C. 1872. Expressions of the Emotions. London.
- [51] Ferrier D. 1873. West Riding Lunatic Asylum Rep. London.
- [52] Valerius. 1873. Poggendorffs Ann., CL, 17.
- [53] Hitzig E. 1874. Untersuch. ü. d. Gehirn. Berlin.
- [54] Goltz und Freusberg (1874). Pflüg. Arch. ges. Physiol., VIII, 460.
- [55] Kronecker H. (with W. Stirling). 1874. Festschr. z. Ludwig. Leipzig.
- [56] v. Cyon. 1874. Pflüg. Arch. ges. Physiol., VIII, 347.
- [57] Stirling W. 1874. Ludwigs Arbeiten, p. 245. Leipzig.
- [58] Goltz F. 1874. Pflüg. Arch. ges. Physiol., IX, 552.
- [59] Exner S. 1874. Pflüg. Arch. ges. Physiol., VIII.
- [59a] Freusberg A. 1874. Pflüg. Arch. ges. Physiol., IX, 358.
- [60] Freusberg A. 1875. Pflüg. Arch. ges. Physiol., X, 174.
- [61] Freusberg A. 1875. Arch. exp. Path. Pharmak., III, 17.
- [62] Darwin C. 1875. Insectivorous plants. London.
- [63] Erb W. 1875. Berl. klin. Wschr., № 26.
- [64] Erb W. 1875. Arch. Psychiat. Nervenkr. v. 792.
- [65] Westphal C. 1875. Arch. Psychiat. Nervenkr. v. 803.
- [65a] Aubert. 1876. Physiologische Optik, p. 500. Leipzig.
- [66] Mosso A. 1876. Molesch. Untersuch., II, 331.
- [67] Marey E. 1876. Trav. Laboratoire, II. Paris.
- [68] Gergens. 1876. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XIII, 68.
- [69] Wundt W. 1876. Ueb. Reflex vorgang u. d. Wesen, central. Innervation Stuttgart.
- [70] Ferrier D. 1876. Function of the Brain. London.
- [70a] Flechsig P. 1876. Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark. Leipzig.
- [71] Exner S. 1877. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 567.
- [72] Romanes J. 1877. Philos. Trans. CLVII.
- [73] Babuchin. 1877. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 66.
- [74] Landendorff O. 1877. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 96.
- [74a] Langendorff O. 1877. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 435.
- [75] Hughlings Jackson. 1877. The Medical examiner. London.
- [76] Tschiriew S. 1878. Arch. Psychiat. Nervenkr., VIII, 689.
- [77] Grützner P. 1878. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XVII, 238.
- [78] Hughlings Jackson. 1878. The medical examiner. London.
- [79] Martin, Newell and Hartwell E. M. 1879. J. Physiol., II.

- [79a] Ward J. 1879. J. Physiol., II.
 [80] Ott J. 1879. J. Physiol., II, 48.
 [81] Spode O. 1879. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 115.
 [82] James W. 1880. Bost. Soc. Lat. Hist.
 [83] Wundt W. 1880. Grundzüge der Physiol. Psychol.
 [84] Swinton A. H. 1880. Insect Variety. London.
 [85] Spencer H. 1880. Principles of Psychology. London.
 [86] Schlösser E. 1880. Arch. Anat. Physiol., Leipzig.
 [87] Goltz F. 1881. Verricht. Grosshirns. Strassburg.
 [88] Ott J. 1881. J. Physiol., III.
 [89] Kronecker H. und Meltzer S. J. 1881. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 465.
 [90] Kronecker H. und Meltzer S. J. (1881). Mber. Berl. Akad. Wiss. (24 Feb.).
 [91] Walton. 1881. J. Physiol., III, 308.
 [92] Bubnoff N. und Heidenhain R. 1881. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XXVI, 137.
 [93] Munk H. 1881. Arch. Anat. Physiol., Leipzig., p. 553.
 [94] Heidenhain R. 1881. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XXVI, 546.
 [95] Gad J. 1881. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 566.
 [96] Bert P. and Marcacci. 1881. Lo Sperimentali, N° 10.
 [97] Ferrier D. and Yeo G. 1881. Proc. Roy. Soc., XXXII.
 [98] Richert C. 1882. Physiol. des Muscles et des Nerfs. Paris.
 [99] Exner S. 1882. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XXVIII, 487.
 [99a] Gaskell W. H. 1882. Philos. Trans., p. 999.
 [100] Meltzer S. J. 1883. Arch. Anat. Physiol., Leipzig (Suppl. Bd.), p. 209.
 [101] Kronecker H. und Meltzer S. J. 1883. Arch. Anat. Physiol. Leipzig, (Suppl. Bd.), p. 328.
 [102] Gad J. 1884. 66te Versamml. deutsch. Naturf. Aertze.
 [103] Gaskell W. H. 1884. Trans. 8th Internat. Med. Congress. Copenhagen.
 [104] Schreiber J. 1884. Deutsch. Arch. klin. Med., XXXV, 254.
 [105] Jendrassik E. 1885. Neurol. Centralbl., p. 412.
 [106] Beaunis H. 1885. C. R. Acad. Sci. Paris, C, 918.
 [106a] Lange. 1885. Om Sindsbevægelse. Copenhagen.
 [107] Mitchell and Lewis. 1886. Medical News (Feb. 13), Philadelphia.
 [107a] Brunton, Lauder T. 1887. Text-book of Pharmacology (3rd ed.), p. 168.
 [108] Gad J. 1887. Arch. Physiol. Verhandl. phys. Ges. (June), p. 468.
 [109] Biedermann W. 1887. S. B. Akad. Wiss. Wien, XCIII (3), p. 8.
 [110] Exner S. 1887. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, p. 567.
 [111] Franck Fr. 1887. Lecons sur les fonct. cerveau. Paris.
 [111a] Schäfer E. A. 1887. Festschrift zu Karl Ludwig. Leipzig.
 [112] Nansen F. 1887. Bergen's Museum.
 [112a] Albertoni. 1887. Arch. ital. Biol., Part I.
 [112b] Tarchanow. 1887. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XL, 340.
 [113] Hering E. 1888. Z. Theor. Vorgänge lebend. Substanz. Prague.
 [114] James W. 1888. Scribner's Mag. New York.
 [115] Gad J. 1888. Eulenberg's Real-encycl., XVI, 673.
 [116] Lombard W. P. 1888. Amer. J. Psychol., p. 8.
 [117] Bowditch H. P. 1888. Boston Med. Surg. J., N° 32.
 [117a] Schäfer E. A. and Brown Sanger. 1888. Philos. Trans.
 [118] Head H. (1889). J. Physiol., X, 1.
 [119] Lombard W. P. 1889. Arch. Anat. Physiol., Leipzig (Suppl. Bd.), p. 292.
 [119a] Wernicke. 1889. Berliner Klin. Wschr.
 [120] Beaunis H. 1889. Arch. Physiol. Norm. Path., p. 55.

[121] Gad
 193.
 [121a] Mo
 [122] Bel
 [123] Bow
 25.
 [124] Jam
 [125] Wal
 [126] Hay
 [127] Bee
 [128] Mun
 [128a] Ra
 [129] Bas
 [130] Ster
 [131] Wal
 [131a] Bow
 [132] Got
 London
 [133] Poli
 [133a] Mur
 [134] Bee
 [135] Golt
 [136] Sher
 [137] Ewa
 [138] Sher
 [139] Sher
 [140] Bru
 [141] Piot
 [142] Ster
 [143] Hea
 [144] Bay
 [144a] Fer
 [145] Cyb
 Physiol
 [146] Nag
 [147] Lang
 LIX,
 [148] v. F
 [149] Exn
 [149a] Lee
 [150] Lan
 XVI,
 [151] She
 [152] Ser
 [153] She
 [153a] Ma
 [154] Her
 [155] Mün
 [156] Fan
 [157] Mot
 LVII.
 [157a] Po
 [158] Bic
 [159] Her
 [160] Ste
 [161] Got
 [162] Her
 [163] Wal
 [164] Go

- [121] Gad J. und Joseph M. 1889. Arch. Anat. Physiol., Zeipzig, p. 199.
- [121a] Mott F. W. und Schäfer E. A. 1890. Brain. XIII.
- [122] Belmondo i Oddi. 1890. Lab. di Fisiologia. Florence.
- [123] Bowditch H. P. and Warren J. W. 1890. J. Physiol., XI, 25.
- [124] James W. 1890. Text-book of Psychology. London.
- [125] Waller A. D. 1890. J. Physiol., XI, 384.
- [126] Haycraft J. 1890. Brain, XII, 516.
- [127] Beever C. and Horsley V. 1890. Philos. Trans. B, p. 128
- [128] Munk H. und O bregia. 1890. S. B. Akad. Wiss. Wien (23 Jan.)
- [128a] Ramon-y-Cajal. 1890. Gazett. med. Catalan.
- [129] Bastian C. 1891. Med-chir. Trans.
- [130] Sternberg M. 1891. S. B. Akad. Wiss. Wien, C (3), 288.
- [131] Waller A. D. 1891. J. Physiol., XII.
- [131a] Bowlby A. 1891. Med-chir. Trans.
- [132] Gotch F. and Horsley V. 1891. Croonian Lecture, Roy. Soc. London.
- [133] Polimanti O. 1892. Arch. ital. Biol., XXIII.
- [133a] Munk H. 1892. S. B. preus. Akad. Wiss., XXXVI, 691.
- [134] Beever C. 1892. Brain, Part 53, p. 51.
- [135] Goltz F. 1892. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LI.
- [136] Sherrington C. S. 1892. J. Physiol., XIII, 621.
- [137] Ewald J. R. 1892. Endorgan d. Nervus Octavus. Wiesbaden.
- [138] Sherrington C. S. 1892. J. Physiol., XIII, Proc. (Feb.).
- [139] Sherrington C. S. 1892. Philos. Trans. B, CLXXXIV.
- [140] Bruns. 1893. Neurol. Centralbl.
- [141] Piotrowski G. 1893. J. Physiol., XIV, 163.
- [142] Sternberg M. 1893. Die Sehnenreflexe. Vienna.
- [143] Head H. 1893. Brain, Parts 61, 62.
- [144] Bayliss W. M. 1893. J. Physiol., XIV, 303.
- [144a] Ferrier D. 1894. Brain (Spring Number).
- [145] Cybulski und Zanietowski. 1894. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LVI.
- [146] Nagel W. 1894. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LVII, 495.
- [147] Langendorff und Oldag. 1895. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LIX, 201.
- [148] v. Frey. 1894. Ber. Sachs. ges. (Akad.) Wiss. Leipzig.
- [149] Exner S. 1894. Entwurf. z. einer Physiol. Erklärung.
- [149a] Lee F. S. 1894. J. Physiol., XVII, 192.
- [150] Langley J. N. and Anderson H. K. 1894. J. Physiol., XVI, 419.
- [151] Sherrington C. S. 1894. J. Physiol., XVII, 27.
- [152] Sergi. 1894. Dolore e Piacere. Milan.
- [153] Sherrington C. S. 1894. J. Physiol., XVII, 211.
- [153a] Mann. 1895. Volkmanns Sammlung klin. Vorträge.
- [154] Hering H. E. 1895. Z. Heilk., XVI.
- [155] Münzer und Wiener. 1895. Prag. med. Wschr., p. 481.
- [156] Fano G. 1895. Arch. ital. Biol., XXIV, 438.
- [157] Mott F. W. and Sherrington C. S. 1895. Proc. Roy. Soc., LVII.
- [157a] Porter T. W. 1895. J. Physiol., XVII, 455.
- [158] Bickel A. 1896. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXV.
- [159] Hering H. E. 1896. Prag. med. Wschr. (July).
- [160] Steinach E. 1896. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXIII, 495.
- [161] Gotch F. 1896. J. Physiol., XX, 322.
- [162] Hering H. E. 1896. Arch. exp. Path. Pharmak., XXXVIII.
- [163] Waller A. D. 1896. Croonian Lecture, Philos. Trans. B.
- [164] Gotch F. and Burch G. 1896. Philos. Trans.

- [165] Lloyd Morgan C. 1896. Habit and Instinct. London.
- [166] Helmholtz H. v. 1896. Physiol. Optik (2nd ed.), p. 916. Hamburg.
- [166a] Goltz F. und Ewald J. R. 1896. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXIII, 365.
- [167] Gotch F. 1897. J. Physiol., XX.
- [167a] Rosenthal J. und Mendelssohn M. 1897. Neurol. Centralbl., XXI.
- [168] Hering H. E. 1897. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXV.
- [169] Hering H. E. 1897. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXVIII.
- [170] Foster M. and Sherrington C. S. 1897. Text-book of Physiology, III. London.
- [171] Sherrington C. S. 1897. Proc. Roy. Soc. LX, 365.
- [172] v. Frey. 1897. Ber. Sachs. Ges. (Akad.) Wiss. Leipzig.
- [173] Hering H. E. und Sherrington C. S. 1897. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXVIII.
- [174] Hering H. E. 1897. Neurol. Centralbl., № 23.
- [175] Hofbauer L. 1897. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXVIII.
- [176] Bickel A. 1897. Rev. med. Suisse romande.
- [177] Sergi. 1897. Z. Psychol. Physiol., p. 96.
- [178] Bethe A. 1897. Arch. mikr. Anat. L., 629.
- [178a] Bethe A. 1897. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXVIII.
- [179] Hering H. E. 1898. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXX.
- [180] Clifford Allbutt. 1898. Syst. of Medicine, III.
- [181] Verworn M. 1898. Beit. Physiol. Centralnervensystem. Jena.
- [182] Sherrington C. S. 1898. J. Physiol., XXII.
- [183] Sherrington C. S. 1898. Philos. Trans. CXC.
- [184] Topolanski A. 1898. Gräfes Arch., XLVI, 452.
- [185] Bethe A. 1898. Arch. mikr.-Anat., LI.
- [186] Tschermak A. 1898. Arch. Anat. Physiol., p. 291.
- [187] Goldscheider A. 1898. Die Bedeutung Reize Path. Therap. im Lichte Neuronlehre.
- [188] Bayliss W. M. and Starling E. H. 1899. J. Physiol., XXIV, 99.
- [188a] Beer Th., Bethe A. und v. Uexküll J. 1899. Biol. Centralbl., XIX, № 15.
- [189] Hughlings Jackson. 1899. Brain, XXII, 621.
- [190] Steinach E. 1899. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXXVIII, 291.
- [190a] Hering H. E. 1899. Zur Theorie Nerventhätigkeit. Leipzig.
- [191] Demoor J. 1899. Ann. Soc. Roy. Sci. Brux., VIII.
- [192] v. Uexküll J. 1899. Z. Biol., XXXVII, 381.
- [193] Moore B. und Reynolds H. W. 1899. Physiol. Centralbl. XII, 501.
- [194] Sherrington C. S. 1899. Marshall Hall Address, Med. Chir. Trans., LXXXII.
- [195] Hering H. E. 1899. Wien. Klin. Wschr., № 33.
- [196] Loeb J. 1899. Vergleichende Gehirnphysiologie. Leipzig.
- [197] Meltzer S. J. 1899. New York, Med. J. (13, 20, and 27 May).
- [198] Zwaardemaker und Lans. 1899. Centralbl. Physiol.
- [199] Barker L. F. 1899. The nervous system. New York.
- [200] Hunt Reid. 1899. Amer. J. Physiol., II, 396.
- [201] Huber Carl G. 1899. J. Morph., XVI, 27.
- [201a] Salomonson J. K. A. W. 1900. De Laar Neuronen. Amsterdam.
- [202] Hering H. E. 1900. Prag. med. Wschr., № 25.
- [203] Bickel A. 1900. Arch. Anat. Physiol., Leipzig.
- [204] Biedermann W. 1900. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXXX.
- [205] Sherrington C. S. 1900. Schäfer's Text-book of Physiology, II.
- [206] Schäfer A. E. 1900. Text-book of Physiology, II.
- [207] Verworn M. 1900. Arch. Anat. Physiol., Leipzig (Suppl. Bd.).
- [208] Verworn M. 1900. Das Neuron, in Anat. Physiol. Jena.

- [209] Donaldson H. 1900. American Text-book of Physiology, II.
 [210] Merzbacher L. 1900. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXXXI.
 [211] Uexküll v. J. 1900. Z. Biol., XXXIX.
 [212] Baglioni S. 1900. Arch. Anat. Physiol., Leipzig (Suppl. Bd., Physiol. Abt.), p. 193.
 [213] Ladd G. T. 1900. Descriptive psychology, p. 334.
 [213a] Sherrington C. S. 1900. Proc. Roy. Soc., LXVI, 390.
 [214] Bonnier P. 1900. L'Orientation. Paris.
 [215] Mendelssohn M. 1900. 13th Cong. intern. de Med. Paris, Sect. of Physiology.
 [216] Lyon E. P. 1900. Amer. J. Physiol., IV, 77.
 [216a] Lloyd Morgan C. 1900. Animal Behaviour. London.
 [217] Langendorff O. 1901. Die Physiologische Merkmale Nervenzelle. Rostock.
 [218] Chauveau. 1901. Le Pharynx. Paris.
 [219] Loeb J. 1901. Comparative physiology of the brain. London.
 [220] Langley J. N. 1901. J. Physiol., XXVII, 224.
 [221] Mislawski. 1901. Centralbl. Physiol., XV, 481.
 [222] Fröhlich A. and Sherrington C. S. 1901. J. Physiol., XXVIII, 14.
 [223] McDougall W. 1901. Mind. X, № 37.
 [224] Cleghorn A. and Stewart C. S. 1901. Amer. J. Physiol. v.
 [225] Grünbaum A. and Sherrington C. S. 1901. Proc. Roy. Soc.
 [226] Winkler C. and Rynbergk G. A., van. 1901. Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam.
 [226a] Macwilliam J. A. 1901. Brit. Med. J. (30 Nov.).
 [227] v. Uexküll J. 1902. Ergebnisse Physiol. (First Series) II, 212.
 [228] Merzbacher L. 1902. Pflüg. Arch. ges. Physiol., LXXXVIII.
 [229] Grünbaum A. and Sherrington C. S. 1902. Proc. Roy. Soc.
 [230] Tschermak A. and Köster G. 1903. Pflug. Arch. ges. Physiol., XCIII, 24.
 [231] Jonston J. B. 1902, J. Comp. Neurol., XII, 87.
 [232] McDougall W. 1902. Mind. II, № 43.
 [233] Hering H. E. 1902. Ergebnisse Physiol. (First Series), II, 503.
 [234] MacDonald J. S. 1902. Thompson-Yates Lab. Rep., IV, 213.
 [235] Zwaardemaker und Eyjckman. 1902. Onderz. Physiol., Lab. Utrecht. Hochsch. 5, III.
 [236] du Bois Reymond R. 1902. Arch. Anat. Physiol., Leipzig (Suppl. Bd.), p. 27.
 [237] Magnus R. 1902. Mitt. Stat. Zool. Neapel, XV.
 [238] Yerker R. M. 1902. Amer. J. Physiol., VI, 440.
 [239] v. Bäyer H. 1902. V. Z. allg. Physiol.
 [240] Seemann J. 1902. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XCI, 318.
 [241] v. Monakow C. 1902. Ergebnisse Physiol. (First Series), II, 563.
 [242] Babäk E. 1902. Pflüg. Arch. ges. Physiol., XCIII, 134.
 [242a] Ziehen Th. 1902. Leitfaden physiol. Psychol. Berlin.
 [243] Munzer and Wiener. 1902. Monats. Psychol. Neurol., XII, 241.
 [244] Gotch F. 1902. J. Physiol., XXVIII, 395.
 [244a] Lewandowski M. 1902. J. Physiol. Neurol., Bd. I, 72.
 [245] Baglioni S. 1903. V. Z. allg. Physiol., II, 556.
 [245a] Verworn M. 1903. Die Biogenhypothese. Jena.
 [246] Bondy O. 1903. V. Z. allg. Physiol., II.
 [247] Fröhlich A. 1903. V. Z. allg. Physiol., № 23.
 [248] Baglioni S. 1903. Centralbl. Physiol., № 23.
 [249] Bickel A. 1903. Mechanismus nervos. Bewegungsregul. Stuttgart.
 [250] Herrick C. J. 1903. J. Comp. Neurol., XII.

- [251] Sherrington C. S. and Laslett E. E. 1903. *J. Physiol.* XXIX, 58.
- [251a] Woodworth R. S. 1903. *Le Mouvement*. Paris.
- [252] Sherrington C. S. 1903. *J. Physiol.*, XXX, 39.
- [253] Parker G. H. 1903. *Amer. J. Physiol.*, XVI, № 1.
- [254] Loeb J. 1903. Univ. of California Publication, *Physiology*.
- [255] Yerker R. M. (with Ayer J. B.). 1903. *Amer. J. Physiol.*, IX, 279.
- [256] Fano G. 1903. *Arch. ital. physiol.*
- [256a] Brodmann. 1903. *J. Psychol. Neurol.*, II, 79.
- [257] Yerker R. M. 1903. *Mark Anniv. Volume*, Harvard Coll., p. 359.
- [258] Yerker R. M. 1903. *Harvard Psychol. Studies*. I, 565.
- [259] Philippson M. 1903. *C. R. Acad. Sci. Paris*.
- [260] Fröhlich A. 1903. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, XCV.
- [261] Philippson M. 1903. *Bull. Acad. Roy. Belgique*.
- [261a] McDougall W. 1903. *Mind*, XIII, 473.
- [262] McDougall W. 1903. *Brain*, Part CII, p. 153.
- [263] Bethe A. 1903. *Allg. Anat. Physiol. Nervensyst.*, Leipzig.
- [264] Ingbert C. 1903. *J. Comp. Neurol.*, XIII, 53.
- [265] Ingbert C. 1903. *J. Comp. Neurol.*, XIII, 209.
- [266] Bonnier P. 1903. *Un nouveau syndrome bulbaire*. Paris.
- [267] Sternberg M. und Latzko. 1903. *Deutsch. Z. Nervenheilk.* XXIV, 209.
- [267a] Hitzig E. 1903. *Arch. Psychiat. Nervenkrank.*, XXXVII.
- [268] Magnus. 1904. *Pflug. Arch. ges. Physiol.*, CII, 349.
- [269] Muskens J. L. 1904. *J. Physiol.*, XXXI, 204.
- [269a] Cushing H. 1904. *Johns Hopk. Hosp. Bull.*, XV, 213.
- [270] Kiesow F. 1904. *Z. Psychol. Physiol.*, XXXIII, 436; also earlier: *Philos. Stud.*, XIV, 567.
- [270a] Lyon E. P. 1904. *Amer. J. Physiol.*, XII, 149.
- [271] Storey T. A. 1904. *Amer. J. Physiol.*, XII, 75.
- [271a] Flechsig P. 1904. *Ber. Sachs. Ges. (Akad.) Wiss.*, Part I, p. 50; Part II, p. 177.
- [272] Zwaardemaker H. 1904. *Arch. internat. physiol.*, I, 1.
- [272a] Campbell A. W. 1904. *Proc. Roy. Soc.*, LXXII, 488.
- [273] Biedermann W. 1904. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, CII.
- [274] Bonnier P. 1904. *Le Sens des attitudes*. Paris.
- [275] Woodworth R. S. and Sherrington C. S. 1904. *J. Physiol.* XXXI, 234.
- [276] Yerkes R. M. 1904. *Biol. Bull.*, VI, 84.
- [277] Yerker R. M. 1904. *J. Comp. Neurol.*, XIV, 124.
- [278] Hyde U. 1904. *Amer. J. Physiol.*, X, 236.
- [280] Rothmann. 1904. *Arch. Psychiat.*, XXXVIII, Heft 3.
- [281] Fröhlich A. 1904. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, CII.
- [282] Grosser Otto. 1904. *Centralbl. Grenzgebiete Med. Chirurg.*, VII, 25.
- [283] Harris W. 1904. *J. Anat. Physiol.*, p. 399.
- [284] Rynberk G. A., van. 1904. *Petrus Camper*, III, 137.
- [285] Baglioni S. 1904. *V. Z. allg. physiol.*, IV, 113.
- [286] Fröhlich Fr. 1904. *V. Z. allg. Physiol.*, IV.
- [287] Sherrington C. S. 1904. *J. Physiol.*, XXXI, XVII. Proc.
- [288] Baglioni S. 1904. *Arch. Fisiol.*, I, 575.
- [289] Rynberk G., van. 1904. *Arch. Farmacol. speriment.*, III, 7.
- [290] Sargent P. E. 1904. *Bull. Com. Zool.*, Harv. Coll., XLV, III, 131.
- [291] Carlson. 1904. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, CI.
- [292] Hyde I. 1904. *Amer. L. Physiol.*, X.
- [293] Baglioni. 1904. *Il polielinico*. Roma.
- [294] Pari G. A. 1904. *Arch. ital. Biol.*, XLII.
- [294a] Bethe A. 1904. *Deutsch. Med. Wschr.*, № 33.

- [295] Pawlow J. P. 1904. *Ergebn. Physiol.* (Third Series), I, 177.
- [296] McDougall W. 1904. *Brit. J. Psychol.*, I, 114.
- [297] Warrington W. B. and Griffiths F. 1904. *Brain*, XXVII, p. 297.
- [298] Tschermak A. 1904. *Institut impériale de Médecine expérimentale*. St. Petersburg.
- [299] Sherrington C. S. 1904. *Brit. J. Psychol.*, I.
- [299a] Eddinger L. 1904. *Vorlesungen nervösen Centralorg.* Leipzig., II.
- [300] Sherrington C. S. 1904. *Brit. Assoc. Adv. Sci. Rep.*, Cambridge (Address to Sect. of Physiology).
- [301] McDougall W. 1904. *Proc. Psychol. Soc.; J. Psychol.*, № 3.
- [301a] Langelaan J. W. 1904. *Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam*.
- [302] Beevor C. E. 1904. *Croonian Lectures*, Roy. Coll. of Physicians, London.
- [303] Biedermann W. 1905. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, CVII, 1.
- [304] Sherrington C. S. 1905. *Proc. Roy. Soc.*, LXXVI, 161, 269, and previous 'Notes' in Vols. LII, LIII, LX, LXI, LXIV and LXVI.
- [305] Yerker R. M. 1905. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, CVII, 207.
- [306] MacDonald J. S. 1905. *Proc. Roy. Soc.*, LXXVI.
- [307] Macallum A. B. 1905. *J. Physiol.*, XXXII, 95.
- [308] Bottazzi F. 1905. *Gaz. Internaz. Medicina*, VIII (April).
- [309] Philippson M. 1905. *Heger's Trav. Lab. Physiol.*, VII, № 2.
- [310] Kalischer O. 1905. *Abh. preuss. Akad. Wiss.*
- [311] Eddkins J. S. 1905. *Proc. Roy. Soc.*, LXXVI.
- [312] Lewandowski M. 1905. *Verh. Physiol., Ges. Ber.*
- [313] Sowton S. C. M. and Sherrington C. S. 1905. *Brit. Med. J.* Report on Chloroform.
- [314] Mott F. W. 1905. *Trans. Opt. Soc. Lond.*, XXV, Cl.

РАЗВИТИЕ ПРИНЦИПА «ОБЩЕГО ПУТИ» ШЕРРИНГТОНА И ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Э. Ш. Айрапетьянц и А. С. Батуев

Системы координаций рефлекторных актов и межцентральных связей впервые были выдвинуты как предметы физиологического изучения И. М. Сеченовым (1863, 1878, 1891) вслед за открытием им центрального торможения.

В 1896 г. Н. Е. Введенским были обнаружены закономерности межполушарной координации нервных центров и антагонистические (сопряженные) отношения определенных корковых центров. Известно, что одним из трех основных принципов рефлекторной теории И. П. Павлов (1951) считал анализ и синтез, а функцию синтеза (resp. интеграции) — важной стороной высшей нервной деятельности.

Однако систематическая разработка основных законов центральной нервной координации — заслуга выдающегося английского физиолога Чарльза Скотта Шеррингтона, классические исследования которого изложены им в 1906 г. в труде «Интегративная деятельность нервной системы» (на англ. яз.). Изучая механизмы координации рефлекторных дуг в пределах спинного мозга, Ч. Шеррингтон сформулировал один из основных принципов в работе нервной системы — принцип общего пути. Автор показал, что к двигательному нейрону спинного мозга стекаются импульсы из рецепторных аппаратов, расположенных в самых разнообразных областях тела. Но в то же время это и единственно возможный путь. Если воспринимающий нейрон является индивидуальным или частным путем, то эфферентный нейрон является общим путем для импульсов, возникающих в любом из многоканальных источников рецепции. Подобная координация складывается на основе морфологического соотношения чувствующих — афферентных и исполнительных — эфферентных путей, где первые всегда и значительно преобладают над вторыми. Сензорные импульсы, таким образом, вступают в столкновение, конкуренцию, и в итоге каждый раз в определенный интервал времени преобладает только одна какая-либо сигнализация. Так формируется и реализуется механизм конвергенции — схождение множества афферентных стимулов в единственный анатомически ограниченный эфферентный канал.

Однако частные пути в свою очередь конвергируют между собой, соединяются в промежуточные пути, и конвергенция окончательно завершается общим конечным путем в виде воронки («шеррингтоновская воронка»). В конструкции нейрона, основной структурной единицы нервной системы, уже заложен принцип общего пути, ибо перикарий с его конвергирующими дендритами обеспечивает явления пространственной суммации и параллельной индукции, составляющие основной механизм работы общего пути.

Л. А. Орбели обращал внимание на весьма сложную структуру этажей конвергенции: «...мы здесь наталкиваемся на чрезвычайно конвергирующие пути, на чрезвычайно резко суживающие воронки, связывающие миллионы отдельных чувствующих точек через посредство все более и более сливающихся друг с другом путей и в конце концов приводящие к целому ряду единых конечных путей. Но это, конечно, представляет для организма, с одной стороны, и большие преимущества, большие выгоды, а с другой — предъявляет к центральной нервной системе специальные требования. Это построение должно где-то осуществляться и должно вести к тому, чтобы в определенных условиях раздражения, в зависимости от того, какой афферентный путь принесет раздражение, возбуждение было правильно подведено к конечному пути» (Орбели, 1938, стр. 19, 20).

Ч. Шеррингтон выделяет среди конвергирующих рефлекторных дуг согласованно взаимодействующие, или сопряженно возбуждающие, рефлексы и соответственно сопряженно тормозные рефлексы. Соревнование за господство над конечным путем определяется четырьмя факторами: спинальной индукцией, относительной интенсивностью раздражения, относительным утомлением и функциональной специфичностью рефлекса.

Любой вставочный путь, вставочный нейрон, рассматривается как общий путь: «...каждый этап, на котором два или более афферентных нейрона конвергируют на третьем нейроне, который по отношению к ним является эфферентным, предполагает возможность влияния или столкновения их влияний; каждая структура, на основе которой это происходит, представляет собой механизм координации». Основным же аппаратом в системе координации является синапс, так как он «вводит общий путь», и благодаря разнообразию синапсов появляется возможность использовать преимущества как специализированного рецепторного пути, так и узлокальной реакции на это воздействие. В качестве примера вставочного пути со всеми присущими ему свойствами конвергенции Шеррингтон выделяет пирамидный тракт.

Монография Шеррингтона сразу была высоко оценена в России. Первым откликнулся на нее молодой русский физиолог А. А. Ухтомский, лаборант физиологической лаборатории Петербургского университета, всего три года назад окончивший

университет. В 1910 г. он опубликовал пространный реферат, но, к сожалению, лишь некоторых глав монографии Шеррингтона, с глубокой проницательностью изложив сущность открытия ливерпульского физиолога. Учение Шеррингтона он постоянно и подробно излагал в своих лекциях (Ухтомский, 1954). Идею Ч. Шеррингтона о принципе конвергенции А. А. Ухтомский творчески развил, распространив его на всю центральную нервную систему, на все ее этажи. Он писал, что в результате конвергенции наступает интерференция стимулов, которая реализуется в тот или иной нервный акт. Клетки, от которых начинаются общие пути «учитывают и подытоживают всю совокупность влияний и импульсов, стекающихся к ним из конвергирующих путей, так что в результате, подлежащем дальнейшему проведению, в каждое мгновение оказываются учтенными и отраженными все мельчайшие участники сосредоточенного воздействия сходящихся путей на исходный синапс» (Ухтомский, 1954, стр. 118). Отсюда становится понятным богатое развитие синапсов и конечных ветвлений с тенденцией увеличить поверхность соприкосновения ганглиозной клетки с окончаниями аксонов.

А. А. Ухтомский указывал, что по мере филогенетического развития организма конвергенция расширяется и все более обогащается по содержанию и возрастанию скорости интерференции рефлекторных действий в общем пути. Любой путь включается в работу более высоких центральных этажей, и преобладание приходящих путей над исполнительными еще более возрастает. А отсюда увеличивается и количество виртуальных механизмов работы общего пути. Мы хотели бы подчеркнуть, что последнему механизму А. А. Ухтомский придавал особое значение, считая, что «принцип общего пути есть не что иное, как принцип виртуальных механизмов». Вместе с этим надо иметь в виду, что А. А. Ухтомский (1954, стр. 67) утверждал, что «посуществу термины „многократное обслуживание“, „запасные обслуживания“, „сходимость путей“, „конвергенция“ — лишь различное выражение принципа „общего пути“».

Хотя А. А. Ухтомский при формировании учения о доминанте руководствовался идеями Н. Е. Введенского и И. П. Павлова, однако известно, что огромное влияние на него оказала также и вся совокупность закономерностей принципа общего пути Ч. Шеррингтона. Суть этого влияния заключается в том, что автор доминанты в новых аспектах развил ряд положений об интегрирующей деятельности нервной системы. Нам интересуют эстафетные идеи о конвергенции, поэтому мы сошлемся на высказывание самого А. А. Ухтомского (1962, стр. 121): «Принцип статистической и морфологической конвергенции путей по отношению к исполнительному пути (Шеррингтон) при дальнейшей физиологической разработке естественно расширяется в принцип подвижной и физиологической конвергенции нервных стимулов

по отношению к области преобладающего текущего действия (принцип доминанты)»:

А. А. Ухтомский считал, что путем длительной подготовки в определенной центральной группе общего пути успевает сложиться стационарное возбуждение, которое обеспечивает благодаря снижению порогов повышенную отзывчивость в отношении текущих импульсов и поддерживается на месте этими импульсами. Но, достигнув достаточной величины, оно способно по поводу этих же импульсов давать облегченные разряды возбуждения в эффекторы соответствующего механизма.

Как Ч. Шеррингтон, так и А. А. Ухтомский обращали особое внимание на гигантопирамидные поля в коре больших полушарий, которым приписывали особую роль в осуществлении корковых влияний на исполнительные приборы. Здесь происходит схождение путей, способных стимулировать прибор по проприоцептивным, интероцептивным и экстероцептивным поводам. А. А. Ухтомский впервые отчетливо сформулировал идею о специфической роли механизма конвергенции в деятельности двигательного анализатора. Он писал, что «большим пирамидным клеткам пятого кортикального слоя принадлежит значительная роль, и мы можем рассматривать их в качестве, если не исключительных, то во всяком случае важных общих путей коры, к которым конвергируют сообщения из разнообразных других областей и клеточных групп коры. На них мы имеем право смотреть как на типичные общие пути коры головного мозга к исполнительным путям мозгового ствола» (Ухтомский, 1954, стр. 117—118). При этом структура и количество связей в этих отделах коры способствуют формированию в них стационарного возбуждения со свойствами доминанты, которое поддерживается непрерывным потоком проприоцептивной импульсации.

Важно отметить, что А. А. Ухтомский находил тесную связь между учением Ч. Шеррингтона об общих путях и теорией И. П. Павлова об условных рефлексах. В статье «Об условно-отраженном действии» он писал: «Если воронка Шеррингтона имела в виду постоянные рефлекторные дуги, закрепившие функциональную и морфологическую связи между собой наследственно и филогенетически, то И. П. Павлов улавливал самое закладывание и новообразование связей в этой воронке, привлечение все новых рецепторных сфер к конвергенции относительно эфферентных (исполнительных) приборов» (Ухтомский, 1966, стр. 175).

Эта же мысль была высказана Л. А. Орбели (1961) в статье «О механизме возникновения спинномозговых координаций». Говоря о механизме условных рефлексов как средстве изучения путей функциональной эволюции нервной системы, Л. А. Орбели утверждал, что «готовые координационные отношения, с которыми мы рождаемся, образовались в течение тысячелетий по тем же основным законам, по которым образуются новые условные коор-

динационные отношения в течение недель, а иногда и дней и часов в нашей индивидуальной жизни».

Идея конвергенции в настоящее время активно разрабатывается Дж. Экклсом и А. Фессаром. Дж. Экклс (1959), располагая значительным материалом по физиологии спинальных нейронов, пришел к выводу, что вставочные нейроны являются центрами конвергенции для разнообразных видов импульсации, что освобождает мотонейроны от той большой нагрузки, которую они несут в процессе интегративной деятельности на уровне спинного мозга. Экклс считает вместе с тем, что подобная форма интеграции имеет место на всех уровнях центральной нервной системы.

Такое положение в особенности справедливо в связи с многочисленными экспериментами А. Фессара и его сотрудников на нейронах коры больших полушарий и подкорковых аппаратов головного мозга. Выявление в коре больших полушарий, и в особенности в так называемой двигательной области, значительного числа полисензорных нейронов (Бюзер, Эмбер, 1964; Бюзер, 1967) позволило А. Фессару сделать заключение о том, что нейроны двигательной зоны могут испытывать влияние взаимодействия между гетеросензорными или гетеротропными афферентными сигналами и даже служить непосредственно пунктом его осуществления. Пирамидные нейроны коры он называет одновременно интегрирующим и модулирующим аппаратом. Однако то взаимодействие, которое выявляется на подкорковом уровне, оказывается в определенной мере отражением интегративных процессов, осуществлявшихся на нижележащих уровнях головного мозга. Отсюда и понятие «проецируемая мультивалентность». Другими словами, «все, интегрируемое каждым корковым нейроном, есть совокупность сигналов, каждый из которых уже несет на себе следы предшествующей интеграции. . . в коре мы имеем дело с интеграцией высшего порядка (Фессар, 1962, стр. 159).

Конвергенция как сближение в пространстве мозга двухразно-модальных сигнализаций является одним из существенных механизмов формирования временной связи на уровне отдельных нейронов. Двумя другими А. Фессар считает взаимодействие этих сигнализаций на нейроне и следовые процессы. Особенностью нейронов, на которых могут конвергировать различные сенсорные сообщения, является их непрерывная импульсная активность, возникающая в результате устойчивой деполяризации, вызванной беспорядочной бомбардировкой нервными импульсами гетеротропного происхождения. Взаимодействие между конвергирующими сигналами связано с длительным удерживанием следов активности. Важную роль в этих механизмах играют процессы тетанической и посттетанической потенциации.

Таким образом, «конвергенция, спонтанные ритмические разряды и потенциация образуют некую общую цепь динамически

процессов, связывающих интеграцию в пространстве (обусловленную конвергенцией) с интеграцией во времени (обусловленную постепенным нарастанием облегчения на окончаниях аксонов)» (Фессар, 1964, стр. 88).

Придавая большое значение мультивалентным пирамидным нейронам, А. Фессар подчеркивает участие механизма доминанты в конвергенции и в замыкании временных связей.

Не ставя задачей детальное рассмотрение существа концепции А. Фессара о замыкании временных связей на уровне отдельных нейронов, укажем лишь на плодотворность подхода к этой проблеме с позиций учения Ч. Шеррингтона о конвергенции и учения А. А. Ухтомского о доминанте. Подтверждением справедливости этих слов являются исследования В. С. Русинова (1967) по доминанте, в которых раскрыт ряд новых сторон механизмов замыкания временных связей.

Мультисензорная конвергенция, о которой преимущественно шла речь, является важным, но лишь одним из видов конвергирования гетерогенной импульсации. Привлекает внимание оригинальный подход и теоретическая концепция П. К. Анохина в изучении вопросов, относящихся к механизмам конвергенции. П. К. Анохин в 1966 г. выдвинул классификацию видов конвергенции, среди которых он выделяет следующие: 1) мультисензорную конвергенцию, 2) мультибиологическую, 3) сенсорно-биологическую и 4) аксонально-сенсорно-биологическую конвергенцию. С этой позиции П. К. Анохин рассматривает, например, многие корковые электрические явления. Известно его представление о вызванных корковых реакциях как результате конвергирования на одних и тех же нервных клетках нескольких потоков импульсации из различных подкорковых структур.

Мы уже упоминали высказывание А. А. Ухтомского по поводу широкого общебиологического значения принципа конвергенции в деятельности центральной нервной системы. В настоящее время в ряде лабораторий ведутся усиленные исследования в этом направлении. Электрофизиологическое выражение конвергенции афферентных систем в эволюционном ряду низших позвоночных представлено в работах В. И. Гусельникова (1965). Широко известны многолетние исследования А. И. Карамяна (1965) по эволюции интегративных систем мозга.

В лабораториях одного из нас — в Ленинградском университете и Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР — на протяжении более пятнадцати лет в разных аспектах ведется разработка проблемы взаимодействия внешних и внутренних анализаторов в актах пространственного поведения животных. Уже первые данные в этом направлении заставили нас прийти к заключению об особой роли двигательного анализатора, который «в той или иной мере принимает участие во всех образуемых условных рефлексах. Иначе говоря, формирование

нового рефлекторного акта непременно связывается с центральным концом двигательного анализатора» (Айрапетьянц, 1955, стр. 650). Дальнейшее накопление экспериментального материала по функциональной организации двигательных актов пространственной ориентировки послужило основанием для предположения о том, что комплекс пространственных сигнализаций проецируется в разнообразных корковых зонах в виде подвижной констелляции центральных ядер анализаторов. Формирование такого кооперирования может происходить по принципу функциональной конвергенции определенных анализаторов, осуществляющих конкретный акт в процессе анализа факторов пространства.

Двигательный анализатор выступает в роли связующего звена в межаанализаторных соотношениях при пространственной ориентации (Айрапетьянц, 1960; Батуев, 1960). Благодаря этому двигательный анализатор в случае поломки или выключения других анализаторов является основным аппаратом, который обеспечивает викарирование недействующих аппаратов информации. Морфологическое обоснование своих представлений мы видим в концепции И. Н. Филимонова (1951) о функциональной многозначности корковых структур и принципе межзачаточных формаций и развиваемом Г. И. Поляковым (1964, 1965) представлении о корковых зонах перекрытия анализаторов как структурах для их взаимодействия.

Опираясь на экспериментальный материал нашей лаборатории и привлекая литературные данные, мы обращаем внимание на некоторые механизмы конвергенции афферентных систем в коре больших полушарий и общепсихологическое значение принципа конвергенции анализаторов для эволюции интегративной деятельности головного мозга. Мы отдаем себе отчет в том, что в этой активно развивающейся области физиологии мозга наряду с достоверными сведениями и обоснованными теориями немало фактического материала обобщено лишь в гипотезы и еще многое относится к задачам будущих исследований.

Не имея в виду обсуждать явления интрамодального конвергирования в пределах одной сенсорной системы, мы ограничимся анализом механизмов интермодальной, межаанализаторной конвергенции и ее физиологической роли в деятельности целостного мозга. Наши данные, а также литературные материалы убедительно свидетельствуют о правомерности применения принципов «шеррингтоновской воронки» и общего пути к анализу деятельности различных уровней нервной системы от спинного мозга вплоть до коры больших полушарий головного мозга. Первоначально к этой мысли нас привел анализ закономерностей во взаимоотношениях экстеро- и интроцептивной сигнализации в коре головного мозга (Айрапетьянц, 1946, стр. 118). При этом мы обращали внимание на то, что степень и диапазон конвергирования афферентных путей проявляются по-разному для тех

или иных структур нервной системы в зависимости от экологических и филогенетических характеристик животного. Так, элементы спинного мозга могут получать импульсацию лишь трех модальностей — проприоцептивной, кожной и висцеральной. Мы показали, что благодаря наличию зон взаимного перекрытия и особенностям межнейронных связей уже в спинном мозге могут осуществляться наиболее простые формы взаимовлияния двигательного и висцерального анализаторов. Но этот низший уровень сомато-висцерального взаимодействия находится под постоянным контролем головного мозга, передних отделов коры больших полушарий.

Более широкие возможности для полимодальной конвергенции имеются в ретикулярных структурах ствола головного мозга. Хотя последние данные нашей лаборатории свидетельствуют о ее значительной функциональной неоднородности по отношению к разным афферентным системам, однако наличие в ее составе большого числа полисензорных нейронов обеспечивает условия для установления на этом уровне непосредственного взаимодействия между анализаторами. Причем, как в спинном мозге, так и в ретикулярной формации ствола заканчиваются коллатерали афферентных путей, по которым поступает специфическая информация от рецепторных источников. И лишь синаптические переключения на ретикулярных нейронах лишают эти потоки возбуждений модальностной окраски. Следовательно, начальный этап интегративного процесса может осуществляться в неспецифических структурах ретикулярного типа. Трудно с полной достоверностью сказать, каково значение подобной ретикулярной интеграции. Однако, учитывая богатство афферентных связей ретикулярной формации со множеством центральных образований головного и спинного мозга и даже с аппаратами рецепторов, можно полагать, что генерализованные ретикулярные влияния выполняют у высших животных преимущественно роль общей динамогенной регуляции функционального состояния афферентных и эфферентных систем. При этом нельзя исключать и направленных ретикулярных влияний, зависящих от раздражений различного биологического качества (Анохин, 1962а, 1962б, 1965, 1968).

Бесспорно, что высшим уровнем конвергенции анализаторных систем является кора больших полушарий. Существенное же отличие корковой конвергенции от ретикулярной заключается в полисинаптическом характере переключений афферентной импульсации, прежде чем она достигает корковых элементов. Общеизвестным является представление, согласно которому любая сигнализация по системам анализаторов и по ассоциативным интегрирующим системам попадает в кору, переключаясь на различных релейных аппаратах таламуса. Некоторые данные морфологии о возможности существования прямых путей от рецепторов,

например от сетчатки к коре больших полушарий, пока не дадут оснований для пересмотра вышеизложенного представления. Итак, во-первых, то возбуждение, которое приходит к мультимодальному корковому нейрону, является продуктом неоднократной предварительной интеграции на подкорковых уровнях мозга. Во-вторых, оно приходит в кору не только позже, чем в ретикулярную формацию, но и с некоторым запозданием по сравнению с проекционной зоной соответствующего анализатора. В-третьих, вероятно, что эта импульсация распространяется по самостоятельным восходящим путям, мало зависящим от путей специфической сенсорной системы.

На основании собственных экспериментальных данных у нас сложилось впечатление, что возбуждение, которое реализуется синхронным разрядом корковых элементов и генерирует ассоциативный ответ, является в свою очередь продуктом деятельности таламических структур ассоциативного типа. Рядом авторов выдвигается представление о наличии единой таламической ассоциативной системы, одновременно активирующей все корковые ассоциативные зоны. Мы в большей степени склонны предполагать наличие различных корковых проекций ассоциативных ядер таламуса. К этому нас побуждают и морфологические данные. В частности, в нашей лаборатории было показано, что теменное ассоциативное поле получает афферентные пути от заднелатерального ядра и подушки зрительного бугра, гигантопирамидное поле — от задневентрального комплекса и интраламинарной группы ядер, а лобная кора — от дорсо-медиального ядра. При этом следует иметь в виду, что перечисленные таламические ядра генерируют ассоциативные ответы на световые, звуковые и электрокожные стимулы, т. е. сами являются аппаратами разно-модальной конвергенции.

Различия между теменной и фронтальной ассоциативными зонами проявляются и в количестве связанных с ними афферентных систем. Если у кошки на гигантопирамидное поле конвергируют практически все виды модальностей, то на теменное поле — лишь зрительная и слуховая. Учитывая наличие двусторонних связей и соответственно постоянных взаимовлияний между корой и ядрами зрительного бугра, следует, очевидно, говорить о единой таламо-кортикальной ассоциативной интегрирующей системе.

Логика изложения заставляет ограничить обсуждение двумя основными мозговыми полианализаторными системами: ретикулярной и таламо-кортикальной. Выше мы подчеркивали их специфические особенности в смысле конвергенции афферентных путей. Однако другие авторы (Бишоп, 1962, Фессар, 1962, 1964) находят в них много общего и даже называют некоторые полисенсорные корковые нейроны ретикулярными элементами. Во всяком случае между фронтальной ассоциативной областью коры и мезенцефалической ретикулярной формацией существует мно-

жество прямых и мультинейронных связей, что дает нам основание говорить об особенно тесном их функциональном взаимодействии.

Мы хотим обратить специальное внимание на тот факт, что наиболее ярко и полно принцип конвергенции проявляется в деятельности коркового отдела двигательного анализатора (Айрапетьянц, 1960, 1961, 1967; Айрапетьянц и Батуев, 1964, 1969; Батуев, 1968а, 1968б). Рассматривая пирамидные нейроны в качестве общего пути для передачи корковых эфферентных влияний, мы с полным основанием можем говорить о гигантском пирамидном поле у кошек как об аппарате высшей корковой полисенсорной конвергенции. Именно здесь формируются пусковые и корректирующие влияния на скелетную мускулатуру и осуществляется интеграция различных афферентных путей.

Существенное участие в корковой конвергенции и интеграции принимает и среднемозговая ретикулярная формация, реализуя тоническую регуляцию активности фронтальных и лобных отделов коры посредством тормозных и облегчающих влияний. Благодаря непрерывной активации из неспецифической системы таламуса, гипоталамуса и ядер двигательного и висцерального анализаторов в передних отделах коры формируется стационарное возбуждение, характеризующееся признаками доминанты. Последняя является одним из решающих факторов, облегчающих полисенсорную конвергенцию к корковым элементам и формирование локальных очагов активности, необходимых для проявления специфических форм условнорефлекторной деятельности.

Кора двигательного анализатора как ассоциативное поле получает возбуждение, уже в известной мере интегрированное в других промежуточных корковых структурах, например в теменных ассоциативных полях, а также и в подкорковых аппаратах. Импульсация со зрительного, слухового, кожного и других анализаторов координируется с импульсацией от внутренних анализаторов, и в результате их интеграции импульсный залп распространяется к двигательным нейронам ствола и спинного мозга. Но перед тем как возбуждение будет трансформировано в ответную двигательную реакцию, на каждом уровне его переключения в нисходящем направлении (стрио-паллидарная система, красное ядро, мозжечок, вестибулярные ядра, мотонейроны спинного мозга и др.) осуществляется дополнительная нисходящая конвергенция, вносящая срочные коррекции и дополнения в сложную архитектуру ответного целостного движения.

Полученные нами данные с использованием условнорефлекторных методик являются надежным доказательством неразрывной связи интегративных процессов мозга с механизмами конвергенции анализаторов (Айрапетьянц, 1961, 1967; Батуев, 1964, 1967, 1968а, 1968б). Тонкие закономерности межанализаторной интеграции окончательно не установлены и являются предметом

исследований как на системном, так и нейронном уровнях (Адрианов, 1967; Анохин, 1968; Брезье, 1964; Бюзер, 1967; Воронин и др., 1965; Гасто и Роже, 1959; Гусельников, 1965; Джаспер и др., 1962; Дуринян, 1969; Карамян, 1965; Куланда, 1968; Нарикашвили и др., 1967; Рабинович, 1967; Фессар, 1962; Френч, 1959; Хананашвили, 1967).

Прослеживая эволюционные закономерности формирования интегративных аппаратов мозга (Айрапетьянц и др., 1966) мы приходим к заключению, что в сравнительном ряду вторичноротых происходит постепенное усиление процесса конвергенции импульсов различных модальностей. Существенными этапами развития этого процесса являются цефализация, телеэнцефализация и кортикализация афферентных систем, иными словами, — происходит перемещение аппаратов конвергенции соответственно в головной, передний мозг, в неокортекс, а затем в область коркового отдела двигательного анализатора.

По материалам нашей лаборатории, у грызунов (белые крысы) интеграция зрительного и слухового анализаторов представляет собой слишком трудную задачу и не связана с функцией фронтальной коры, на структурах которой не обнаружено конвергенции исследованных анализаторов. У кошек формирование «функционального комбинационного центра» (по Павлову) при интеграции зрительного и слухового анализаторов топографически совпадает с гигантопирамидными полями, являющимися фокусом конвергенции этих анализаторов. Слабо развитая лобная кора еще не принимает существенного участия в синтетических процессах. Но уже у собак не только гигантопирамидные, но и лобные поля коры становятся ответственными за установление интегративного взаимодействия анализаторов, там же обнаружена и конвергенция соответствующих афферентаций. У обезьян высшим аппаратом межанализаторной интеграции и организации сложных форм поведения являются лобные доли больших полушарий.

Следовательно, по мере структурной дифференциации на собственно лобные и гигантопирамидные поля функция конвергенции становится присущей наиболее молодым в филогенетическом отношении отделам двигательного анализатора — лобным отделам коры. Последние начинают выполнять важную роль в процессах межанализаторной интеграции у собак и в особенности у обезьян.

Нельзя не подчеркнуть и другое важное следствие, вытекающее из принципа конвергенции анализаторов, на которое обращал специальное внимание А. А. Ухтомский. Мы имеем в виду принцип виртуальных механизмов (Айрапетьянц, 1960, 1961, 1967; Айрапетьянц и Батуев, 1963, 1969), который реализуется в различных формах замещения (викарирования) при повреждении или выключении участков мозга и отдельных анализаторов. В филогенетическом ряду животных вместе с расширением диа-

пазона конвергенции и эволюцией ассоциативных систем мозга совершенствуются и возможности викаривания, обеспечивающие надежность работы мозга как целостного аппарата и органа высшей нервной деятельности.

Нам представляется правомерным следующее заключение: в эволюции млекопитающих морфофизиологическую дифференциацию корковых структур полианализаторного режима следует рассматривать в связи с совершенствованием механизмов интегративной функции мозга. По совокупности всего изложенного становится очевидным общепсихологический диапазон действия взаимосогласованных принципов: общего пути и конвергенции. Они и есть *sic*do классического произведения Ч. Шеррингтона «Интегративная деятельность нервной системы».

ЛИТЕРАТУРА

- Адрианов О. С. 1967. Условный рефлекс и структурная организация анализатора сигнального раздражителя. Журн. высш. нервн. деят., т. 17, вып. 5.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1946. Высшая нервная деятельность и интерцепция. Вестн. ЛГУ, № 4—5, сер. биол.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1955. Новые данные по физиологии внешних и внутренних анализаторов. Журн. высш. нервн. деят., т. 5, вып. 5.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1960. Опыт сравнительного изучения принципа замещаемости в межапализаторной интеграции. В сб.: Вопр. сравн. физиол. анализаторов, вып. 1, Изд. МГУ.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1961. О свойствах викаривания двигательного анализатора в онтогенезе. В сб.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе, М.
- Айрапетьянц Э. Ш. 1967. Механизмы мозга и пространственный анализ. В сб.: Исследование аппаратов сигнализации мозга, изд. «Наука».
- Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев. 1964. Сеченовские идеи о роли мышечного чувства в анализе пространства и их экспериментальная разработка. Вестн. ЛГУ, № 3, сер. биол., вып. 1.
- Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев. 1969. Принцип конвергенции анализаторных систем. Изд. «Наука», Л.
- Айрапетьянц Э. Ш., А. С. Батуев, В. Л. Бианки, В. А. Соколов. 1966. Принцип конвергенции анализаторов в эволюции животных. В сб.: Вопр. сравн. физиол. анализаторов, вып. 2, Изд. ЛГУ.
- Анохин П. К. 1962а. О специфическом действии ретикулярной формации на кору головного мозга. В сб.: Электроэнцефалограф. изучен. высш. нервн. деятельности, изд. «Наука», М.
- Анохин П. К. 1962б. Новые данные к характеристике специфичности восходящих активаций. Журн. высш. нервн. деят., т. 12, вып. 3.
- Анохин П. К. 1965. Узловые механизмы функциональной системы как аппарата саморегуляции. В сб.: Рефлексы головного мозга, изд. «Наука», М.
- Анохин П. К. 1968. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. Изд. «Медицина», М.
- Батуев А. С. 1960. О взаимодействии зрительного, вестибулярного и кожно-двигательного анализаторов при анализе пространства у кошек. В сб.: Вопр. сравн. физиол. анализаторов, вып. 1, Изд. ЛГУ.
- Батуев А. С. 1964. К механизмам взаимодействия зрительного и слухового анализаторов. Журн. высш. нервн. деят., т. 14, вып. 5.
- Батуев А. С. 1967. Исследование центральных аппаратов интеграции в ряду млекопитающих. В сб.: Эволюцион. нейрофизиология и нейрохимия, изд. «Наука», Л.

- Б а т у е в А. С. 1968а. К анализу происхождения коркового ассоциативного ответа. Физиол. журн., СССР, т. 54, № 10.
- Б а т у е в А. С. 1968б. Исследование функций двигательного анализатора. Автореф. докт. дисс. Л.
- Б и ш о п Дж. Роль коры в ретикулярной формации. В сб.: Ретикулярная формация мозга, Медгиз, М.
- Б р е з ь е М. А. Б. 1964. Конвергенция и принцип кодирования в их отношении к функциональным связям мозга. В сб.: Ориентировочный рефлекс и проблема рецепции в норме и патологии. Изд. Просвещение, М.
- Б ю з е р П. 1967. Зрительные проекции к моторной и орбитальной коре кошки. В сб.: Зрительный и слуховой анализаторы, Медгиз, М.
- Б ю з е р П., М. Э м б е р. 1964. Сензорные проекции в моторной коре кошки. В сб.: Нейронные связи в сенсорных системах, Медгиз, М.
- В в е д е н с к и й Н. Е. 1896. О взаимных отношениях между психомоторными центрами. Избр. произв., Медгиз, 1952.
- В о р о н и н Л. Г., К. Г. Г у с е л ь н и к о в а, В. И. Г у с е л ь н и к о в и А. Я. С у п и н. 1965. К вопросу об эволюции афферентных систем позвоночных. В сб.: Рефлексы головного мозга. М., Наука.
- Г а с т о Г., А. Р о ж е. 1959. Роль «неспецифических» подкорковых образований в условнорефлекторной деятельности. В сб.: Некоторые вопросы физиологии, Медгиз, Л.
- Д ж а с п е р Г., Г. Р и ч ч и, Б. Д о у н. 1962. Микроэлектродный анализ разрядов корковых клеток при выработке условных оборонительных рефлексов у обезьян. В сб.: Электроэнцефалограф. исслед. высшей нервной деятельности, Изд. АН СССР, М.
- Д у р и н я н Р. А. 1969. О некоторых механизмах корково-подкоркового взаимодействия специфических и неспецифических систем мозга. В сб.: Системная организация физиологических функций. Изд. Медицина, М.
- Г у с е л ь н и к о в В. И. 1965. Электрофизиологическое исследование анализаторов в филогенезе позвоночных. М., Изд. МГУ.
- К а р а м я н А. И. 1965. Об эволюции интегративной деятельности центральной нервной системы в филогенезе позвоночных. В сб.: Рефлексы головного мозга, изд. «Наука», М.
- К у л л а н д а К. М. 1968. Вызванные потенциалы коры больших полушарий и механизмы их генерации. В сб.: Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии. Изд. Медицина, М.
- Н а р и к а ш в и л и С. П., А. С. Т и м ч е н к о, Н. А. Х о д а р ц е в а. 1967. Характеристика ответной активности ассоциативной области коры больших полушарий у кошки. Физиол. ж. СССР, т. 53, № 7.
- О р б е л и Л. А. 1938. Лекции по физиологии нервной системы. О механизме возникновения спинномозговых координаций. Изд. АН СССР, Л.
- О р б е л и Л. А. 1961. Избр. произв., т. 1, М.—Л.
- П а в л о в И. П. 1951. Полн. собр. соч., т. III, кн. 1, изд. АН СССР.
- П а в л о в И. П. 1951. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, изд. АН СССР.
- П а в л о в И. П. 1951. Полн. собр. соч., т. IV, изд. АН СССР.
- П о л я к о в Г. И. 1964. Проблема происхождения рефлекторных механизмов мозга. М.
- П о л я к о в Г. И. 1965. О принципах нейронной организации мозга. Изд. МГУ.
- Р а б и н о в и ч М. Я. 1967. Организация корковых механизмов замыкания двигательных условных связей. Журн. высш. нервн. деят., т. 17, вып. 1.
- Р у с и н о в В. С. 1967. Местное возбуждение в коре большого мозга и доминанта. В сб.: Механизмы доминанты, изд. «Наука», Л.
- С е ч е н о в И. М. (1863, 1878, 1891). Избр. произв., М., 1952.
- У х т о м с к и й А. А. 1954. Собр. соч., т. IV, Изд. ЛГУ.
- У х т о м с к и й А. А. 1962. Собр. соч., т. VI, Изд. ЛГУ.

- Ухтомский А. А. 1966. Доминанта. Изд. «Наука», Л.
- Фессар А. 1962. Анализ замыкания временной связи на уровне нейронов. В сб.: Электроэнцефалогр. изучен. высш. нервн. деятельности. изд. «Наука», М.
- Фессар А. 1964. Роль нейронных сетей мозга в передаче сенсорной информации. В сб.: Теория связи в сенсорных системах, изд. «Мир», М.
- Филимонов И. Н. 1951. Эволюция коры больших полушарий и учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Журн. высш. нервн. деят., т. 1, вып. 4.
- Френч Дж. Д. 1962. Кортикофугальные связи с ретикулярной формацией. В сб.: Ретикулярная формация мозга. Медгиз, М.
- Хананашвили М. М. 1967. Некоторые итоги исследования сложных форм двигательных условных рефлексов у животных в физиологических лабораториях Советского Союза. Журн. высш. нервн. деят., т. 17, вып. 5.
- Экклз Дж. 1959. Физиология нервных клеток. Медгиз, М.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Великий труд Ч. С. Шеррингтона. Э. Ш. Айрапетьянц и А. С. Батуев	5
Предисловие к изданию 1947 г.	17
Лекция 1. Вступление. Координация в простом рефлексе	29
Лекция 2. Координация в простом рефлексе (продолжение)	58
Лекция 3. Координация в простом рефлексе (заключение)	87
Лекция 4. Взаимодействие между рефлексамн	123
Лекция 5. Сложные рефлексн (симультанное объединение)	153
Лекция 6. Сложные рефлексн (последовательная комбинация) . . .	180
Лекция 7. Рефлексн как приспособительные реакции	228
Лекция 8. Некоторые особенности реакций двигательной корн	258
Лекция 9. Физиологическое место и доминирующее положение головного мозга	291
Лекция 10. Слияние ощущений	333
Библиография	368
Развитие принципа «общего пути» Шеррингтона и интегративная дея- тельность головного мозга. Э. Ш. Айрапетьянц и А. С. Батуев	376
Литература	388

Чарльз Скотт Шеррингтон
ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

*Утверждено к печати
Институтом физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР*

Редактор издательства З. А. Васильева
Художник М. И. Разулевич
Технический редактор Л. М. Семенова
Корректоры О. М. Лаушкина и А. Х. Салтанова

Сдано в набор 28/III 1969 г. Подписано к печати 16/VII 1969 г.
РИСО АН СССР № 11-73В. Формат бумаги $60 \times 90^{1/16}$. Бум.
л. $12^{3/16}$. Печ. л. $24^{1/2} + 1$ вкл. ($1/8$ печ. л.) = 24,62 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 26,16. Изд. № 3761. Тип. зак. № 161. Тираж 3500.
Бумага № 2. Цена 1 р. 95 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

а
на сва

1969 г.

1/16. Бум.

печ. л.

раж 3500.

ка»

1

иния, д. 12



Handwritten text in a cursive script, likely a letter or a page from a manuscript. The text is written in a dark ink on a light-colored paper.

Handwritten text in a cursive script, likely a letter or a page from a manuscript. The text is written in a dark ink on a light-colored paper.

Handwritten text in a cursive script, likely a letter or a page from a manuscript. The text is written in a dark ink on a light-colored paper.

Handwritten text in a cursive script, likely a letter or a page from a manuscript. The text is written in a dark ink on a light-colored paper.

Handwritten text in a cursive script, likely a letter or a page from a manuscript. The text is written in a dark ink on a light-colored paper.

Handwritten text in a cursive script, likely a letter or a page from a manuscript. The text is written in a dark ink on a light-colored paper.





SILENT HILL 3

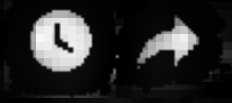
WEISS NETWORK TV



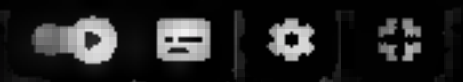




к/ф "Урок литературы"



▶ ⏮ 🔊 37:31 / 1:12:05











241. Сон и действительность

Один ленивый мальчик сказал матери:
— Можно я выйду погулять?

А мать его спрашивает:

— А ты сделал уроки?

— Нет еще. Я спал, и мне приснилось, что я уже кончил уроки. На самом же деле я еще не сделал их, — ответил он матери.

А мать ему и говорит:

— Ну что ж. Тогда скорей поиграй во сне и возвращайся делать уроки.

Так рассказывают.

242. Юмор сумасшедшей

Некая женщина сошла с ума. Она забывала, что надо одеваться, и ходила голой. Она не занималась хозяйством, не думала о том, что будет есть.

Как-то раз одна женщина привела сумасшедшую к себе домой, пообещав накормить. Но прежде чем дать ей поесть, она стала ее расспрашивать, задавая вопрос за вопросом. Тогда на вопрос: «С чего началось у тебя сумасшествие?» — сумасшедшая ответила:

— Началось у меня с того, что мне хотелось болтать и болтать, как ты это делаешь сейчас.

Женщина, которая привела ее к себе, пообещав накормить, почувствовала себя оскорбленной и ударила сумасшедшую. В ответ на это сумасшедшая насмешливо сказала:

— Среди всех проявлений моей болезни не было такого, чтобы я начинала бить кого-нибудь.

243. А чем вы можете это подтвердить!

Многие женщины забывают обещания, которые они давали, выходя замуж. Поэтому нередко невестка живет со своей свекровью в соответствии с поговоркой: «Свекровь и невестка, кошка и собака до смерти не поладят». И лишь самые умные из них





LAW &
CRIME
CHANNEL

SILENT HILL 3

WEISS NETWORK TV

